АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 55

9

СЕНТЯБРЬ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ЛЕНИНГРАД 1970

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 55 (1970) № 9

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Е. Г. Бобров, П. А. Генкель, М. М. Голлербах, П. М. Жуковский, О. В. Заленский, Л. В. Кудряшев, Е. М. Лавренко (главный редактор), *Д. В. Лебедев, Г. Г. Левин* (секретарь), *С. Ю. Липшиц, Б. Н. Норин* (зам. главного редактора), *В. М. Понятовская, Т. А. Работнов* (зам. главного редактора), *В. И. Разумов, Л. Е. Родин, В. П. Савич, С. Я. Соколов, В. Б. Сочава, В. В. Суворов, А. Л. Тахтаджян, Б. А. Тихомиров, А. И. Толмачев, Н. В. Турбин, С. Н. Тюремнов, Ан. А. Федоров, М. С. Яковлев* (зам. главного редактора).

EDITORIAL BOARD

E. G. Bobrov, An. A. Fedorov, P. A. Henckel, M. M. Hollerbach, L. V. Kudryashov, E. M. Lavrenko (Editor-in-Chief), *D. V. Lebedev, H. G. Levin* (Secretary), *S. J. Lipschitz, B. N. Norin* (Associate Editor), *V. M. Poniatovskaja, T. A. Rabotnov* (Associate Editor), *V. I. Razumov, L. E. Rodin, V. P. Savicz, V. B. Soczava, S. Y. Sokolov, V. V. Suvorov, A. L. Takhtajan, B. A. Tikhomirov, S. N. Tiuremnov, A. I. Tolmatchev, N. V. Turbin, M. S. Yakovlev* (Associate Editor), *O. V. Zalensky, P. M. Zhukovsky.*

ТОМ 55 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1970, № 9

УДК 581.526.426+381.526.534 : 581.543

Г. Э. Шульц

ЭКСТРАЗОНАЛЬНЫЕ ФЕНОЛОГИЧЕСКИЕ ПАРАЛЛЕЛИ (ЭФЕМЕРОВЫЕ ПУСТЫНИ И ТАЙГА)

С 1 рисунком

G. E. SCHULTZ. EXTRAZONAL PHENOLOGICAL PARALLELS (THE BELT OF EPHEMERAL PLANT DESERTS AND THE TAIGA ZONE)

У 84 видов высших растений, общих зоне тайги и предгорьям Памиро-Алая (Гиссарская долина) были сопоставлены сроки зацветания. Установлено, что таежные формы, как правило, вступают в цветение быстрее, чем памироалайские. Чем ближе к концу вегетационного периода проходит генеративный цикл, тем дивергенция в сроках зацветания больше. В крайних случаях она достигала 90 суток.

В настоящем сообщении продолжается начатое нами ранее (Шульц, 1967) рассмотрение географических закономерностей дифференциации отдельных видов или групп систематически близких видов на аллопатрические сезонные расы. Как было показано в обзоре литературы, приведенном в указанной статье, установлена нередкая смена позднеспелых рас более скороспелыми при переходе от низкогорий к более высоким горным поясам. Изучению смены сезонных рас при продвижении в равнинах из низких широт в высокие уделялось меньше внимания. Обычно исследовалась сезонная изменчивость в пределах отдельных видов, в первую очередь имеющих хозяйственное значение.

В нашей работе 1967 года при сопоставлении сезонного развития серии растений, дико произрастающих на юге и севере европейской провинции тайги, было показано, что степень изменчивости сроков наступления генеративного цикла зависит от приуроченности этого цикла к определенным этапам вегетационного периода. Растения-весенники зацветают и плодоносят на севере тайги на месяц позже, чем на юге зоны, но при отсчете от начала вегетационного периода не меняют своего места в общем ходе сезонной ритмики природы. Растения же, зацветающие на юге тайги в подсезонах начала и особенно полного лета (Шульц и Родионов, 1964), сменяются на севере тайги более скороспелыми расами, зацветающими на 10—30 суток быстрее своих южных собратьев. Виды, зацветающие на юге тайги в фенологические подсезоны спада лета и начала осени, за редким исключением (например, *Phragmites communis*) оказались неспособными приспособиться к условиям северной тайги.

Следующим этапом исследований является анализ сезонной изменчивости генеративных фенофаз у видов, ареал которых охватывает несколько природных зон. Немногочисленные литературные данные свидетельствуют о том, что различия в сроках цветения крайних южных и северных рас, широко меридионально распространенных видов, могут достигать трех месяцев. Так, В. Н. Ворошилов (1945, 1960), культивируя растения разного географического происхождения под Москвой, установил, что местная раса *Polygonum lapathifolium* зацвела 19 июля, а южная — 25 сентября. Разница в сроках зацветания разных географических рас *Chenopodium suffruticosum* и *Bidens tripartita* превысила три месяца. И. И. Андреева (1964) установила глубокие различия в сезонном развитии московских и батумских рас *Corylus avellana*, *Fragaria vesca*, *Prunella vulgaris*, *Ajuga reptans* и *Brachypodium silvaticum*.

Обстоятельное изучение географических рас эдификаторов североамериканских прерий провел Мак-Миллан (McMillan, 1956—1957, 1959, 1960, 1965). Особое внимание в этих работах было уделено нескольким видам *Bouteloua* и *Andropogon*, а также *Panicun virgatum* и *Sorghastrum nutans*. Попутно изучались и некоторые другие злаки прерий. У большинства изученных видов выявилась целая гамма сезонных рас. В крайних образцах разница в сроках зацветания превысила 100 суток. Из этого правила имелись и исключения. У нескольких видов *Stipa* и *Oryzopsis* сезонных рас обнаружить не удалось (McMillan, 1959).

Необходимо отдать должное выполненным на высоком методическом уровне исследованиям Мак-Миллана и его школы. Нельзя, однако, согласиться с американским исследователем, что изучение группы доминантов достаточно для выявления сезонной динамики исследуемых им типов растительности в целом. В этом отношении больше дает анализ фенологических спектров, отражающих динамику всех компонентов соответствующих сообществ. Именно этим методом пользуются советские ботаники — А. П. Шенников (1928), В. В. Алехин (1938), Е. М. Лавренко (1940), их ученики и последователи. Но в нашей стране пока слабо изучается географическая изменчивость сезонной ритмики растений, исследование которой является сильной стороной работ Мак-Миллана.

Задачей настоящего исследования является сопоставление сроков зацветания ряда широко распространенных в Европе и Средней Азии преимущественно бореальных видов. Были сопоставлены сроки зацветания форм, произрастающих в окрестностях Ленинграда в подзоне южной тайги и в Гиссарской долине Таджикистана в полосе эфемеровых пустынь. Несмотря на крупные географические различия между указанными районами и принадлежность изученных растений в этих районах к резко различным типам растительности, флора этих районов, судя по «Флоре Ленинградской области» (1955—1965) и определителю растений окрестностей г. Душанбе Ю. С. Григорьева (1953), содержит около 160 общих таксонов сосудистых растений. Большинство из них является одними и теми же видами в современном понимании, небольшая часть — общими линнеонами.

Настоящая обработка выполнена на материале наших десятилетних (1946—1955) фенологических наблюдений, проведенных в окрестностях г. Душанбе, и 12-летних (1958—1969) наблюдений в окрестностях Ленинграда. Данные этих наблюдений частично опубликованы (Шульц, 1950, 1958; Шульц и Родионов, 1964). Длительность этих наблюдений такова, что вычисленные по ним средние многолетние сроки достаточно репрезентативны для современного климатического периода (Шульц, 1960).

Методика наблюдений состояла в систематическом обходе каждые 5—7 суток по установленному маршруту и визуальной фиксации начала наступления основных фенологических фаз у всех произрастающих по маршруту видов. Маршруты проходили через все типичные для данной территории растительные группировки. Полученные материалы, таким образом, характеризуют сезонную динамику двух конкретных флор (по Толмачеву, 1932), прилегающих к Ленинграду районов Ленинградской области и Гиссарской долины Таджикистана. Нашими наблюдениями было охвачено около 100 из 160 общих для этих двух районов видов. Настоящее исследование охватывает 84 олиго- и мезотермных видов. Микротермные «зимоцветы» здесь не рассматриваются.

Методика сопоставления сроков начала цветения исследованных видов в окрестностях Ленинграда и предгорьях Средней Азии была та же, что и в нашей предыдущей работе (Шульц, 1967). Основными показателями, кроме средних многолетних фенодат, служили длины интервалов и суммы температур от начала вегетационного периода. Для европейской провинции тайги за условное начало вегетационного периода была принята фенодата начала пыления *Alnus incana*. Это явление в окрестностях Ленинграда наступает 15 апреля при достижении среднесуточной температуры воздуха около 3°, за 11 суток до перехода среднесуточной температуры через 5°. При определении соответствующего показателя начала вегетационного периода на юге Средней Азии возникают трудности. *A. incana* здесь отсутствует. Отсутствует и устойчивый зимний период с отрицательными средними суточными температурами, хотя ночные заморозки обычны и в крайних случаях могут достигать —25°. Зимы на юге Средней Азии являются вегетативными. «Вегетативными» зимами называют достаточно теплые зимы, обеспечивающие возможность вегетации растений (Бабушкин, 1956). Ряд травянистых растений в этих условиях зимой не только вегетирует, но и цветет. Тем не менее зимой в Средней Азии все деревья и кустарники и основная масса местных травянистых растений пребывают в состоянии покоя. Зимние аспекты богары, за исключением участков, занятых низкорослыми полусаваннами с *Poa bulbosa* и клиньями озимых хлебов, безжизненны. Лишь около середины февраля (по средним многолетним данным) с большими колебаниями по отдельным годам в центральной части Гиссарской долины на южных склонах адыров начинает появляться прозелень. К 26 февраля зеленые аспекты распространяются на бóльшую часть богары. На эту же дату приходится переход средних суточных температур воздуха через +5°.

По аналогии с тайгой, мы для Гиссарской долины за условное начало вегетационного периода приняли 15 февраля, т. е. дату за 11 суток до перехода температур через 5°. Этот срок на юге Средней Азии связан с рядом индикационных фенологических явлений. 13 февраля в среднем здесь начинает пылить ранг *Carex pachystylis*, важнейший доминант мелкотравных полусаванн (Овчинников, 1957). В низкогорьях почти одновременно зацветает местный вид дикого миндаля *Amygdalus bucharica* (15—18 февраля), а в оазисах — рано цветущие сорта культурного миндаля *A. vulgaris*. Итак, зацветание миндаля на юге Средней Азии является в какой-то степени фенологическим аналогом начала пыления серой ольхи и орешника — лещины в лесной зоне.

Далее надо было решить, какой способ суммирования температур наиболее подходит для нашего исследования. Среднеазиатские агрометеорологи (Бабушкин, 1933, и др.), обслуживающие прежде всего местное хлопководство, ведут суммирование температур от дат перехода среднесуточных температур через 10°. В применении к субтропическим культурам такой способ подсчета оправдан. В применении же к растениям местной флоры, бóльшая часть которых начинает вегетировать до перехода температур через 5°, десятиградусный рубеж непригоден. Не подходит и часто применяемый на севере рубеж 0°, так как на юге Средней Азии такой рубеж отсутствует. Правильнее всего отсчет температур при их суммировании начинать с начала вегетационного периода, т. е. с 15 апреля под Ленинградом и с 15 февраля под Душанбе. Учитывая медленное нарастание сумм температур в начале вегетационного периода и то обстоятельство, что в справочниках Гидрометслужбы СССР приводятся сведения о суммах температур, отсчитанных от 5° (т. е. от 26 апреля под Ленинградом и от 26 февраля под Душанбе), в настоящем исследовании приняты значения сумм температур, отсчитанных от 5°.

Вопреки общепринятому мнению, сезонная динамика погодных условий весной в Ленинградской области и в Таджикистане довольно близка, в чем нетрудно убедиться при сопоставлении соответствующих метеорологических справочников. Погодные условия под Ленинградом в апреле, мае и июне относительно близки к условиям в Гиссарской долине в феврале, марте и апреле, и лишь позже начинается их расхождение. Некорас *Chenopodium suffruticosum* и *Bidens tripartita* превысила три месяца. И. И. Андреева (1964) установила глубокие различия в сезонном развитии московских и батумских рас *Corylus avellana*, *Fragaria vesca*, *Prunella vulgaris*, *Ajuga reptans* и *Brachypodium silvaticum*.

Обстоятельное изучение географических рас эдификаторов североамериканских прерий провел Мак-Миллан (McMillan, 1956—1957, 1959, 1960, 1965). Особое внимание в этих работах было уделено нескольким видам *Bouteloua* и *Andropogon*, а также *Panicun virgatum* и *Sorghastrum nutans*. Попутно изучались и некоторые другие злаки прерий. У большинства изученных видов выявилась целая гамма сезонных рас. В крайних образцах разница в сроках зацветания превысила 100 суток. Из этого правила имелись и исключения. У нескольких видов *Stipa* и *Oryzopsis* сезонных рас обнаружить не удалось (McMillan, 1959).

Необходимо отдать должное выполненным на высоком методическом уровне исследованиям Мак-Миллана и его школы. Нельзя, однако, согласиться с американским исследователем, что изучение группы доминантов достаточно для выявления сезонной динамики исследуемых им типов растительности в целом. В этом отношении больше дает анализ фенологических спектров, отражающих динамику всех компонентов соответствующих сообществ. Именно этим методом пользуются советские ботаники — А. П. Шенников (1928), В. В. Алехин (1938), Е. М. Лавренко (1940), их ученики и последователи. Но в нашей стране пока слабо изучается географическая изменчивость сезонной ритмики растений, исследование которой является сильной стороной работ Мак-Миллана.

Задачей настоящего исследования является сопоставление сроков зацветания ряда широко распространенных в Европе и Средней Азии преимущественно бореальных видов. Были сопоставлены сроки зацветания форм, произрастающих в окрестностях Ленинграда в подзоне южной тайги и в Гиссарской долине Таджикистана в полосе эфемеровых пустынь. Несмотря на крупные географические различия между указанными районами и принадлежность изученных растений в этих районах к резко различным типам растительности, флора этих районов, судя по «Флоре Ленинградской области» (1955—1965) и определителю растений окрестностей г. Душанбе Ю. С. Григорьева (1953), содержит около 160 общих таксонов сосудистых растений. Большинство из них является одними и теми же видами в современном понимании, небольшая часть — общими линнеонами.

Настоящая обработка выполнена на материале наших десятилетних (1946—1955) фенологических наблюдений, проведенных в окрестностях г. Душанбе, и 12-летних (1958—1969) наблюдений в окрестностях Ленинграда. Данные этих наблюдений частично опубликованы (Шульц, 1950, 1958; Шульц и Родионов, 1964). Длительность этих наблюдений такова, что вычисленные по ним средние многолетние сроки достаточно репрезентативны для современного климатического периода (Шульц, 1960).

Методика наблюдений состояла в систематическом обходе каждые 5—7 суток по установленному маршруту и визуальной фиксации начала наступления основных фенологических фаз у всех произрастающих по маршруту видов. Маршруты проходили через все типичные для данной территории растительные группировки. Полученные материалы, таким образом, характеризуют сезонную динамику двух конкретных флор (по Толмачеву, 1932), прилегающих к Ленинграду районов Ленинградской области и Гиссарской долины Таджикистана. Нашими наблюдениями было охвачено около 100 из 160 общих для этих двух районов видов. Настоящее исследование охватывает 84 олиго- и мезотермных видов. Микротермные «зимоцветы» здесь не рассматриваются.

Методика сопоставления сроков начала цветения исследованных видов в окрестностях Ленинграда и предгорьях Средней Азии была та же, что и в нашей предыдущей работе (Шульц, 1967). Основными показателями, кроме средних многолетних фенодат, служили длины интервалов и суммы температур от начала вегетационного периода. Для европейской провинции тайги за условное начало вегетационного периода была принята фенодата начала пыления *Alnus incana*. Это явление в окрестностях Ленинграда наступает 15 апреля при достижении среднесуточной температуры воздуха около 3°, за 11 суток до перехода среднесуточной температуры через 5°. При определении соответствующего показателя начала вегетационного периода на юге Средней Азии возникают трудности. *A. incana* здесь отсутствует. Отсутствует и устойчивый зимний период с отрицательными средними суточными температурами, хотя ночные заморозки обычны и в крайних случаях могут достигать —25°. Зимы на юге Средней Азии являются вегетативными. «Вегетативными» зимами называют достаточно теплые зимы, обеспечивающие возможность вегетации растений (Бабушкин, 1956). Ряд травянистых растений в этих условиях зимой не только вегетирует, но и цветет. Тем не менее зимой в Средней Азии все деревья и кустарники и основная масса местных травянистых растений пребывают в состоянии покоя. Зимние аспекты богары, за исключением участков, занятых низкорослыми полусаваннами с *Poa bulbosa* и клиньями озимых хлебов, безжизненны. Лишь около середины февраля (по средним многолетним данным) с большими колебаниями по отдельным годам в центральной части Гиссарской долины на южных склонах адыров начинает появляться прозелень. К 26 февраля зеленые аспекты распространяются на бо́льшую часть богары. На эту же дату приходится переход средних суточных температур воздуха через +5°.

По аналогии с тайгой, мы для Гиссарской долины за условное начало вегетационного периода приняли 15 февраля, т. е. дату за 11 суток до перехода температур через 5°. Этот срок на юге Средней Азии связан с рядом индикационных фенологических явлений. 13 февраля в среднем здесь начинает пылить ранг *Carex pachystylis*, важнейший доминант мелкотравных полусаванн (Овчинников, 1957). В низкогорьях почти одновременно зацветает местный вид дикого миндаля *Amygdalus bucharica* (15—18 февраля), а в оазисах — рано цветущие сорта культурного миндаля *A. vulgaris*. Итак, зацветание миндаля на юге Средней Азии является в какой-то степени фенологическим аналогом начала пыления серой ольхи и орешника — лещины в лесной зоне.

Далее надо было решить, какой способ суммирования температур наиболее подходит для нашего исследования. Среднеазиатские агрометеорологи (Бабушкин, 1933, и др.), обслуживающие прежде всего местное хлопководство, ведут суммирование температур от дат перехода среднесуточных температур через 10°. В применении к субтропическим культурам такой способ подсчета оправдан. В применении же к растениям местной флоры, бо́льшая часть которых начинает вегетировать до перехода температур через 5°, десятиградусный рубеж непригоден. Не подходит и часто применяемый на севере рубеж 0°, так как на юге Средней Азии такой рубеж отсутствует. Правильнее всего отсчет температур при их суммировании начинать с начала вегетационного периода, т. е. с 15 апреля под Ленинградом и с 15 февраля под Душанбе. Учитывая медленное нарастание сумм температур в начале вегетационного периода и то обстоятельство, что в справочниках Гидрометслужбы СССР приводятся сведения о суммах температур, отсчитанных от 5° (т. е. от 26 апреля под Ленинградом и от 26 февраля под Душанбе), в настоящем исследовании приняты значения сумм температур, отсчитанных от 5°.

Вопреки общепринятому мнению, сезонная динамика погодных условий весной в Ленинградской области и в Таджикистане довольно близка, в чем нетрудно убедиться при сопоставлении соответствующих метеорологических справочников. Погодные условия под Ленинградом в апреле, мае и июне относительно близки к условиям в Гиссарской долине в феврале, марте и апреле, и лишь позже начинается их расхождение. Неко-

ТАБЛИЦА 1

Средние многолетние метеорологические даты и фенодаты начала весны в окрестностях Душанбе и Ленинграда

Явления	Душанбе, Гулистан		Ленинград, Лесное	
	средние многолетние фенодаты	интервалы от начала весны	средние многолетние фенодаты	интервалы от начала весны
Переход среднесуточных температур воздуха через 0°	Нет	—	5 IV	10
Carex pachystilis J. Gay — зацветание	13 II	2	Нет	
Условное начало весны	15 II	0	15 IV	0
Alnus incana (L.) Moench — зацветание	Нет		15 IV	0
Amygdalus bucharica Korsh. — зацветание	18 II	3	Нет	—
Аспект — зеленение богарной растительности	25 II	10	»	—
Аспект — зеленение суходольных лугов	Нет	—	26 IV	11
Переход среднесуточных температур через 5°	26 II	11	26 IV	11
Переход среднесуточных температур через 10°	22 III	35	19 V	34
Последний заморозок в воздухе	25 III	38	16 V	31
Переход среднесуточных температур через 15°	18 IV	62	22 VI	68

торое представление об этом дают данные табл. 1, в которой сопоставляются некоторые метеорологические и фенологические даты начала весны в обоих районах.

Все же общегеографические условия на юге тайги и в эфемеровых пустынях настолько различны, что возникает сомнение, можно ли пользоваться в обеих этих областях одними и теми же температурными показателями при сопоставлении сезонной динамики развития растений. Это сомнение может быть разрешено лишь анализом соответствующих фактических данных. На табл. 2 сопоставлены средние многолетние фенодаты и соответствующие им суммы температур для двух десятков озеленительных и декоративных растений по наблюдениям, проведенным в окрестностях Душанбе и Ленинграда. Наблюдения в Душанбе проводились автором статьи. Наблюдения в Ленинграде принадлежат частично Н. Е. Булыгину (личное сообщение), частично автору. Ленинградские данные по *Tulipa praestans* нам сообщила З. М. Силина, а данные по *Gladiolus* и *Ixiolirion* заимствованы из книги З. Т. Артюшенко (1963).

Несмотря на то что наблюдения были проведены над случайными, генетически не однородными формами, в подавляющем большинстве случаев совпадение избранных показателей поразительно. Лишь конский каштан в Гиссарской долине по фенологическому календарю начинает вегетировать недели на две позже, чем в Ленинграде. Очевидно, в Гиссарской долине в середине февраля органический зимний покой конского каштана еще не закончен. По-видимому, этот вид в Средней Азии достигает «стартовой готовности» лишь в марте.

Данные табл. 2 подводят по меньшей мере к трем выводам. Во-первых, большая группа широко распространенных растений, древесных и травянистых, начинает в тайге и в предгорьях Памиро-Алая активно вегетировать после перехода среднесуточных температур воздуха (по отметкам в стандартных метеорологических будках) через 3—5°. Помимо этой олиготермной группы, в Средней Азии представлены микро- и мезотермы. Но смена зимних аспектов природы на весенние опреде-

ТАБЛИЦА 3

Виды, характеризующиеся относительным запаздыванием зацветания их ленинградских форм

Виды	Душанбе			Ленинград			Разница: Ленинград—Душанбе (в сутках)
	фенодаты	дни от начала весны	сумма температур	фенодаты	дни от начала весны	сумма температур	
Veronica verna L.	7 III	20	60	20 V	35	190	+15
Medicago lupulina L.	10 III	23	80	5 VI	51	365	+28
Fumaria sp. sp.[1]	24 III	37	200	20 VI	66	570	+29
Trifolium repens L.	26 III	39	225	5 VI	51	365	+12
Rorippa islandica (Oeder) Borbas	1 IV	45	290	15 VI	61	500	+16
Sonchus asper (L.) Hill	6 IV	50	350	30 VI	76	725	+26
Galium aparine L.	13 IV	57	445	28 VI	74	690	+17
Polygonum aviculare L.	15 IV	59	475	26 VI	72	660	+13

ком с юга на север прежде всего потянулись те виды, которые по характеру своей сезонной ритмики без ее преобразования укладывались в рамки вегетационного периода севера. Относительно велик процент видов с неизменной ритмикой у гигрофитов — их экология в широком меридиональном диапазоне относительно постоянна. Входящие в эту группу злаки *Calamagrostis epigeios* и *Digraphis arundinacea* являются фенологическими аналогами видов *Stipa* и *Oryzopsis*, сохраняющих в Сев. Америке неизменной сезонную ритмику на юге и севере своих ареалов (McMillan, 1959).

Для большинства видов, зацветающих в Гиссарской долине от середины весны до начала лета, характерно укорочение префлорального периода на севере. Список растений этой, самой большой, группы (28 видов) представлен в табл. 5. Этот список по экологии составляющих его растений резко отличается от списка, представленного на табл. 4.

Роль рудеральных видов здесь снижается до 1/3. На первый план выдвигаются типичные луговые мезофиты (14 видов). Относительно велико также участие гигро- и гидрофитов (5 видов). Здесь мы встречаем такие типичные луговые растения, как *Poa pratensis*, *P. trivialis*, *Dactylis glomerata*, *Trifolium pratense*, *Ranunculus repens*, ряд представителей прибрежной растительности с широким ареалом: *Glyceria plicata, Butomus umbellatus, Sparganium polyedrum* и др. Сходное сокращение префлорального периода на севере у значительной группы растений свидетельствует о закономерном характере этого явления. В результате этого сдвига, виды, зацветающие в Средней Азии в конце начального периода лета, в зоне тайги зацветают в начале этого периода. Интересно, что *Trifolium repens* и *T. pratense* (местные северные расы) зацветают в зоне тайги почти одновременно, а в Гиссарской долине *T. repens* зацветает 26 марта, т. е. на 24 суток раньше, чем местная раса *T. pratense* (19 апреля). Это яркий пример фенолого-географической интерцепции.

Обратимся к следующей группе бореальных видов, зацветающих в Гиссарской долине позже, в основном в конце обеспеченного влагой лета, во второй половине мая—первой половине июня. Список этих видов представлен в табл. 6.

Как видно, сокращение префлорального периода этой группы на севере по сравнению с югом возрастает до 20—36 суток. Этот список содержит 16 видов, в котором равномерно представлены мезофиты, гигрофиты и рудеральные виды.

---

[1] *Fumaria officinalis* L. из Ленинграда и *F. vaillantii* Loisl. из Душанбе.

ТАБЛИЦА 4

Виды с близкой ритмикой сроков зацветания под Душанбе и под Ленинградом

Экологические группы	Виды	Душанбе			Ленинград			Разница: Ленинград—Душанбе (в сутках)
		фенодаты	дни от начала весны	сумма температур	фенодаты	дни от начала весны	сумма температур	
Эфемеры	*Myosotis micrantha* Pall.	28 III	41	245	20 V	35	185	—6
	Arenaria serpyllifolia L.	30 III	43	265	1 VI	47	315	+4
	Veronica arvensis L.	4 IV	48	325	29 V	44	280	—4
Рудеральные и сорняки	*Thlaspi arvense* L. . .	16 III	29	120	14 V	29	130	0
	Barbarea arcuata Rchb.	26 III	39	225	18 V	33	165	—6
	Sinapis arvensis L.. .	25 III	38	210	25 V	40	235	+2
	Descurainia sophia (L.) Schur . . .	31 III	44	280	27 V	42	260	—2
	Ranunculus suberatus L.	4 IV	48	325	30 V	45	295	—3
	Sisymbrium loeselii L.	8 IV	52	380	5 VI	51	365	—1
	S. altissimum L. . .	14 IV	58	400	8 VI	54	405	—4
	Hyoscyamus niger L.	16 IV	60	490	12 VI	58	460	—2
	Polygonum convolvulus L.	24 IV	68	625	26 VI	72	660	+4
	Malva neglecta Wallr.	25 IV	69	630	28 VI	74	690	+5
	Juncus bufonius L.	4 V	78	785	28 VI	74	690	—4
	Cirsium sect. *cephalonoplos* (Neck.) DC.[1]	6 V	80	820	1 VII	77	740	—3
Мезофиты	*Rosa canina* L. . .	26 IV	70	645	29 VI	75	710	+5
	Rubus caesius L. . .	28 IV	72	680	20 VI	66	570	—6
	Calamagrostis epigeios (L.) Roth . .	12 V	86	930	12 VII	88	925	+2
Гигрофиты	*Carex riparia* Curt.	1 IV	45	290	30 V	45	295	0
	Veronica anagallis-aquatica L. . . .	19 IV	63	535	12 VI	58	460	—5
	Bolboschoenus maritimus (L.) Palla	27 IV	71	665	30 VI	76	725	+5
	Digraphis arundinacea (L.) Trin. . .	2 V	76	750	1 VII	77	740	+2
	Juncus articulatus L.	5 V	79	800	6 VII	82	825	+3

Следовательно, дивергенция длительности префлорального периода в зависимости от географического распространения определяется в первую очередь степенью близости генеративного цикла к концу вегетационного периода, а не различиями в эдафической и гидратурной экологии. Знаменательно, что и список, представленный в табл. 6, содержит ряд типичных бореальных луговых видов: *Festuca pratensis, Agropyrum repens, Prunella vulgaris.* К этому же списку следует отнести *Lathyrus pratensis*, вид редкий в окрестностях Душанбе, над которым удалось провести лишь эпизодические наблюдения.

Исключения из правила сокращения префлорального периода у северных форм растений-летников редки. К ним относятся *Calamagrostis epigeios, Digraphis agundinacea,* виды *Juncus.*

Небольшая группа бореальных растений зацветает в долинах Средней Азии еще позже, в конце июня—июля, в начале сезона знойно-засушливого лета. Никакой аналогии с летними климатическими условиями тайги в этот сезон провести нельзя. Средние суточные температуры

---

[1] *Cirsium arvense* (L.) Scop. из Ленинграда и *C. ochrolepideum* Juz. из Душанбе.

ТАБЛИЦА 5

Виды, характеризующиеся относительным опережением сроков зацветания их ленинградских форм на 11—18 суток

Экологические группы	Виды	Душанбе			Ленинград			Разница: Ленинград—Душанбе (в сутках)
		фенодаты	дни от начала весны	сумма температур	фенодаты	дни от начала весны	сумма температур	
Рудеральные растения и сорняки	*Lithospermum arvense* L.	29 III	42	255	15 V	30	140	—12
	Rumex crispus L. . .	27 IV	71	665	10 VI	56	430	—15
	Urtica dioica L. . .	8 V	82	855	20 VI	66	570	—16
	Chenopodium album L.	10 V	84	890	22 VI	68	600	—16
	Plantago major L.	10 V	84	890	21 VI	67	585	—17
	Melilotus officinalis (L.) Desr. . .	11 V	85	910	22 VI	68	600	—17
	M. albus Desr. . .	14 V	88	965	24 VI	70	630	—18
	Datura stramonium L.	21 V	95	1100	5 VII	81	805	—14
	Solanum nigrum L.	21 V	95	1100	2 VII	78	755	—17
Мезофиты и мезоксерофиты	*Plantago lanceolata* L.	16 IV	60	490	3 VI	49	340	—11
	Alopecurus ventricosus Pers.	18 IV	62	520	5 VI	51	365	—11
	Ranunculus repens L.	18 IV	62	520	1 VI	47	320	—15
	Trifolium pratense L.	19 IV	63	535	3 VI	49	340	—14
	Poa pratensis L. . .	25 IV	69	630	11 VI	57	445	—12
	P. trivialis L. . . .	25 IV	69	630	12 VI	58	445	—11
	Convolvulus arvensis L.	4 V	78	785	22 VI	68	600	—10
	Dactylis glomerata L.	5 V	79	800	19 VI	65	565	—14
	Filago arvensis L.	5 V	79	800	17 VI	63	525	—16
	Hypericum perforatum L.	15 V	89	985	30 VI	76	725	—13
	Galium verum L. . .	15 V	89	985	25 VI	71	645	—18
	Calystegia sepium (L.) R. Br. . . .	24 V	98	1170	10 VII	86	890	—12
	Artemisia absinthium L.	2 VI	107	1355	20 VII	96	1060	—11
Гигрофиты и гидрофиты	*Veronica beccabunga* L.	21 IV	65	565	7 VI	53	390	—12
	Glyceria plicata Fries	25 IV	69	630	10 VI	56	430	—13
	Sparganium polyedrum Juz.	7 V	81	835	22 VI	68	600	—13
	Butomus umbellatus L.	11 V	85	910	27 VI	73	675	—12
	Sagittaria sp. sp.[1]	23 V	97	1145	5 VII	81	805	—16

воздуха в этот сезон в полосе эфемерово-пустынной растительности превышают 25°, суточные максимумы близки к 30—35°, абсолютные максимумы превышают 40°. Средняя дневная относительная влажность воздуха около 20—25%, средний дефицит влажности воздуха достигает 20—25 мб. Небо месяцами сохраняется ясным. Интересующие нас виды удерживаются в долинах Средней Азии только в устойчиво обеспеченных влагой местообитаниях. Это чаще всего гигрофиты.

По установившемуся у экологов представлению, повышение температуры и усиление инсоляции, как правило, ускоряют сезонное развитие растений. Однако, как свидетельствуют материалы табл. 7, именно в это время года относительное запаздывание зацветания на юге Средней Азии достигает максимума: 45—55 суток. Эти виды, начинающие веге-

---

[1] *Sagittaria sagittifolia* L. из Ленинграда и *S. trifolia* L. из Душанбе.

ТАБЛИЦА 6

Виды, характеризующиеся относительным опережением сроков зацветания их ленинградских форм на 20—35 суток

Экологические группы	Виды	Душанбе			Ленинград			Разница: Ленинград—Душанбе (в сутках)
		фенодаты	дни от начала весны	сумма температур	фонодаты	дни от начала весны	сумма температур	
Рудеральные растения и сорняки	*Polygonum persicaria* L.	20 V	94	1080	22 VI	68	600	—26
	Cuscuta epilinum Weihe	27 V	101	1225	25 VI	71	645	—30
	Setaria viridis (L.) P. B.	27 V	101	1225	5 VII	81	805	—20
	Polygonum minus Huds.	12 VI	117	1580	5 VII	81	805	—36
	Cirsium vulgare (Savi) Ten.	23 VI	128	1845	20 VII	96	1060	—32
Мезофиты	*Prunella vulgaris* L.	11 V	85	910	15 VI	61	500	—24
	Festuca pratensis Huds.	12 V	86	930	16 VI	62	510	—24
	Agrostis alba L.	1 VI	106	1330	30 VI	76	725	—32
	Origanum sp. sp.[1]	2 VI	107	1355	1 VII	77	740	—30
	Agropyrum repens (L.) P. B.	5 VI	110	1420	3 VII	79	770	—31
Гигрофиты	*Triglochin palustris* L.	5 V	79	800	8 VI	54	405	—25
	Alisma plantago-aquatica L.	22 V	96	1120	20 VI	66	570	—30
	Typha latifolia L.	28 V	102	1250	25 VI	71	645	—31
	Epilobium hirsutum L.	14 VI	119	1625	12 VII	88	925	—31
	Poligonum hydropiper L.	18 VI	123	1720	20 VII	96	1060	—27
	Bidens tripartita L.	19 VI	124	1745	20 VII	96	1060	—28

тировать на два месяца раньше, чем в зоне тайги, зацветают только на 6—15 суток раньше соответствующих таежных форм.

Лишь немногие виды, цветущие на юге Средней Азии в начале знойно-засушливого лета, распространяясь на север, смогли удержаться в зоне тайги. Для видов, зацветающих на юге еще позже, в середине и конце знойно-засушливого лета и осенью, зона тайги оказалась вне пределов досягаемости. Исключением является космополит-гигрофит *Phragmites communis*, проникший до севера таежной зоны. Как видно из данных табл. 7, тростник представлен на юге Средней Азии и в зоне тайги резко разошедшимися сезонными формами, с относительной разницей в сроках зацветания почти на три месяца, что немногим меньше отмеченных в литературе максимальных различий между сезонными расами одного и того же вида (Ворошилов, 1945; McMillan, 1959). Тростник в Средней Азии зацветает календарно на целый месяц позже, чем в зоне тайги, являя собой пример инверсии широтного фенологического градиента.

Обсуждение результатов

Общие для средней полосы СССР и Средней Азии бореальные виды высших растений реагируют на особенности климата этих двух регионов по-разному. Некоторые виды, выявляя свою микротермную природу «вегетативных» зим Средней Азии вегетируют и проходят генера-

---

[1] *Origanum vulgare* L. из Ленинграда и *O. tyttanthum* Gontsch. из Душанбе.

ТАБЛИЦА 7

Виды, характеризующиеся относительным опережением сроков зацветания их ленинградских форм на 45—55 суток

Экологические группы	Виды	Душанбе			Ленинград			Разница: Ленинград—Душанбе (в сутках)
		фенодаты	дни от начала весны	сумма температур	фенодаты	дни от начала весны	сумма температур	
Рудеральные виды	*Arctium lappa* L.	2 VII	137	2070	20 VII	96	1060	—41
Мезофиты	*Lysimachia vulgaris* L.	28 VI	133	1970	5 VII	81	805	—54
	Odontites serotina Dum.	25 VII	160	2700	5 VIII	112	1330	—48
Гидрофиты	*Scutellaria galericulata* L.	11 VI	116	1555	25 VI	71	645	—45
	Lythrum salicaria L.	25 VI	130	1890	1 VII	77	740	—53
	Lycopus europaeus L.	26 VI	131	1920	10 VII	86	890	—45
	Phragmites communis Trin.	30 VIII	196	3655	5 VIII	112	1320	—84

тивный цикл. Это так называемые зимоцветы. Относительно небольшая группа зимоцветов в этом сообщении не обсуждается. Большинство же бореальных растений пребывает зимой как в северной, так и в южной части их ареалов в состоянии полного или относительного покоя. Они пробуждаются к активной вегетации лишь после подъема средних суточных температур воздуха выше 3—5°. Это олиготермы. В окрестностях Ленинграда начало вегетационного периода приурочено к 15 апреля, в окрестностях Душанбе — к 15 февраля. Из 84 рассмотренных в настоящей статье бореальных видов небольшая группа из 8 видов (менее 10% — см. табл. 3) зацветает в Средней Азии в сроки, более близкие к началу вегетационного периода, чем в таежной зоне Русской равнины. Иначе говоря, по фенологическому календарю они зацветают на юге раньше, чем на севере. Это ранние весенники, преимущественно озимые однолетники, зацветающие в Гиссарской долине в марте, не позже первой половины апреля. У видов, зацветающих позже, такого рода соотношения не наблюдаются. Во время южных «вегетативных» зим у этих ранневесенних видов вегетация продолжается и развитие их продвигается дальше, чем в условиях северных морозных зим, а поэтому весной опи зацветают на юге относительно раньше, чем на севере. Но в числе рано зацветающих на юге видов имеется многолетник *Trifolium repens*. Наличие на юге Европы относительно рано зацветающих форм многолетников-весенников (в частности, у *Caltha palustris* и *Primula acaulis*) путем совместного выращивания этих форм в питомнике в Швеции, установил еще Турессон (1931). Аналогичные соотношения нашел Мак-Миллан (1959) у более поздно зацветающих видов рода *Elymus*. Турессон пытался объяснить биологическое значение этих форм следующим образом. На юге с короткими зимами многолетние весенники, у которых некоторые этапы развития цветковых зачатков происходят зимой, зачатки с осени должны быть более сформированы, чем на севере (где для их развития зимой имеется больше времени). По мнению Турессона, это приспособление позволяет весенникам на юге в ходе сезонного развития не отставать от их северных сородичей.

Примененная в настоящем исследовании методика, учитывающая сезонное развитие растений в их естественных местообитаниях, дала возможность установить, что развитие генеративных органов весной на юге у некоторых многолетников-весенников не только не отстает от развития их на севере, но протекает даже относительно быстрее. Это опережение при сопоставлении ленинградских и гиссарских форм *Trifolium repens* равно 12 суткам, а у некоторых озимых однолетников (*Medicago lupulina*, *Sonchus asper*, *Fumaria* sp. sp.) достигает 26—29 суток.

Эти факты заставляют нас отвергнуть мнение Турессона о биологической роли южных раноцветущих форм растений весенников и предложить свое объяснение. Нам представляется, что образование рано цвету-

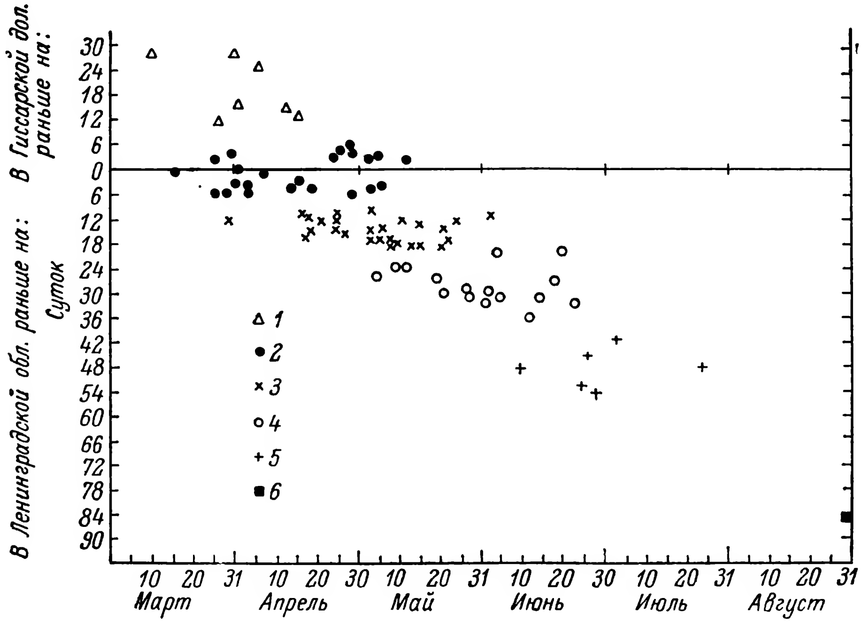


График дивергенций в сроках зацветания между гиссарскими и ленинградскими формами видов, общих для этих районов.

По оси абсцисс — шкала календаря зацветаний гиссарских форм; *по оси ординат* — шкала дивергенций в сроках зацветаний (в сутках). Виды, зацветающие в Гиссарской долине по фенологическому календарю: *1* — раньше, чем в Ленинградской области, *2* — в близкие сроки, *3* — позже, чем в Ленинградской области, на 11—18 суток, *4* — позже на 20—35 суток; *5* — позже на 40—55 суток, *6* — позже на 84 суток (*Phragmites communis*).

щих рас весенников в условиях средиземноморского климата с засушливым летом связано с необходимостью рано завершать генеративный цикл, еще до наступления летней засухи. В условиях же обеспеченного влагой лета для весенников более выгоден сдвиг генеративного цикла на относительно более поздние сроки.

В тех случаях, когда южным формам весенников ранние засухи не грозят, сроки их генеративного цикла по фенологическому календарю близки к срокам этого цикла у северных форм. Из 84 рассмотренных в настоящей статье бореальных видов 24, т. е. немногим менее трети, принадлежат к группе видов с близкими фенологическими сроками зацветания на севере и юге (табл. 4). Виды этой группы зацветают в Гиссарской долине в основном в конце марта—апреля, что соответствует середине фенологической весны. Среди видов, зацветающих в Гиссарской долине позже 15 мая, представителей этой группы нами не отмечено.

Остальные 52 вида, т. е. более половины, зацветают в Средней Азии по фенологическому календарю позже, чем в лесной зоне. При этом выявляется четкая статистическая закономерность. Чем позже зацветают виды в ходе вегетационного периода, тем больше разрыв между относительными сроками зацветания южных и северных форм (см. рисунок).

Действительно, большинство видов с близкими фенологическими сроками зацветания в обеих рассматриваемых областях зацветают в первый и второй месяцы после начала вегетации. Вторая, наиболее многочисленная группа видов (характеризующаяся относительным запаздыванием зацветания их среднеазиатских форм примерно на 15 суток), как правило, зацветает в окрестностях Душанбе в третьем месяце вегетации. Третья группа, у которой относительное запаздывание зацветания среднеазиатских форм составляет около 25—30 суток, зацветает в окрестностях Душанбе на четвертом месяце вегетации. У четвертой группы разница в сроках зацветания между северными и южными формами составляет около 40—50 суток, эта группа зацветает на юге на пятом месяце вегетации. И, наконец, *Phragmites communis* (у которого относительная разница сроков зацветания равна 84 суткам) зацветает в Гиссарской долине на седьмой месяц вегетации.

Нарастание дивергенции в сроках зацветания между северными и южными формами бореальных видов по мере приближения осени выявляется на графике настолько отчетливо, что нет необходимости прибегать к математической обработке исходных данных. Грубо можно наметить даже показатель регрессии: с каждой последующей декадой календаря природы Гиссарской долины дивергенция фенологических сроков зацветания увеличивается в среднем на 5—6 суток. Как при любой статистической закономерности, в отдельных случаях наблюдаются отклонения от указанного соотношения. Но при сопоставлении числа видов, близкого к сотне, закономерность выявляется отчетливо.

Отметим, что при сопоставлении сроков зацветания ряда видов на юге и севере таежной зоны (Шульц, 1967) среднее увеличение дивергенции этих сроков не превышало четырех суток на одну декаду календаря. Максимальная, отмеченная в этой работе величина внутривидовой дивергенции сроков зацветания равна 84 суткам. Эта величина несколько меньше максимальных значений, отмеченных Мак-Милланом (1959) и Ворошиловым (1960), превышающих 100 суток.

Вернемся к анализу дивергенции сроков зацветания у *Phragmites communis*. Северные формы этого вида настолько более скороспелы, чем южные, что на севере, несмотря на значительно более позднее начало вегетационного периода, они зацветают раньше, чем на юге (по гражданскому календарю). Случаев таких крайних фенологических инверсий пока описано немного. Гудвин (Goodwin, 1944) отметил, что в Северной Америке *Solidago sempervirens* на северной границе зацветает раньше, чем на южной границе. Мы установили (Шульц, 1967), что *Solidago lapponica* в Мурманской области зацветает раньше, чем *S. virgaurea* в Ленинградской области.

Редкие исключения из закона меридиональной внутривидовой дивергенции сроков зацветания, отмеченные Мак-Милланом (1959, виды *Stipa* и *Oryzopsis*) и нами (*Calamagrostis epigeios* и *Digrapis arundinacea*), мы склонны объяснять особой историей расселения видов, отличной от истории расселения основного ядра местных флор.

Возникает основной вопрос — чем обусловлена дивергенция сроков зацветания между южными и северными формами одних и тех же видов. Возможны два ответа: дивергенции являются следствием значительных различий между обоими сопоставляемыми районами, влияющих на генетически однородные формы растений, или же они в условиях существования являются выражением генетической гетерогенности видов в пределах их ареалов. Трудно представить, что особенности климата Средней Азии вызывают задержку в наступлении генеративного цикла растений. Климат Средней Азии отличается высоким уровнем температуры и инсоляции. Оба эти фактора, как правило, ускоряют, а не замедляют развитие растений. Тем не менее нельзя полностью сбрасывать со счетов прямое влияние внешних условий. Хорошо известна группа растений, у которых нормальное цветение происходит лишь после яровизации, т. е. воздействия до цветения низкими температурами. Не является ли запаздывание зацветания ряда среднеазиатских форм результатом недостаточной яровизации в условиях теплых зим юга Средней Азии? Не исключена возможность, что отмеченное нами относительное запаздывание цветения *Erigeron canadensis* L. в Гиссарской долине — результат неполной яровизации. У этого адвентивного в Старом Свете вида трудно предположить значительную генетическую гетерогенность на его новой родине. Опытами (Ворошилов, 1960) показана отзывчивость этого вида на яровизацию. Но нет оснований распространять это объяснение на основную массу исследованных видов. Ворошилов исследовал значительное число растений среднерусской флоры: он пришел к выводу, что отзывчивость на яровизацию не очень распространена среди аборигенных видов нашей флоры. С другой стороны, опытами многих исследователей (Turesson, 1925, 1931; Жеребина, 1931; Соколовская, 1937; Clausen и др., 1940; Ворошилов, 1945, 1960; Розанова, 1947; Лисицын, 1947; McMillan, 1956—1957, 1959; Шульц, 1967, и др.) доказана генетическая природа подчас значительной изменчивости сроков зацветания в пределах вида. Поэтому есть основания считать, что установленные в настоящей работе внутривидовые различия сроков зацветания, как правило, наследственного характера.

Напрашивается такое объяснение формирования аллопатрических сезонных рас в описанных нами случаях. В периоды потепления позднеспелые южные расы распространялись к северу. В последующие периоды похолодания сезонное развитие этих форм на севере их ареала уже не укладывалось в сократившийся вегетационный период. В этих условиях отбор действовал по принципу: ответные реакции растения должны быть согласованы по быстродействию с вызывающими их внешними воздействиями. В результате формировались новые более скороспелые расы, значительно более скороспелые у поздноцветущих видов, и менее скороспелые или столь же скороспелые как на юге у рано цветущих видов. Иными словами, величина дивергенции по скороспелости в статистическом смыле является функцией места генеративного цикла в вегетационном периоде.

С изменением длительности префлорального периода коррелятивно связаны морфологические и физиологические изменения. Общеизвестно смещение книзу уровня заложения генеративных побегов у скороспелых рас. Кроме того, изменяются высота растений, характер роста, степень опушенности и т. д. Появляются различия в физиологии: помимо степени скороспелости изменяются длительность зимнего покоя и летнего полупокоя, фотопериодическая реакция. Примеры таких дивергенций приводятся во всех работах перечисленных выше авторов.

В некоторых случаях различия между южными и северными расами широко меридионально распространенных видов настолько велики, что побудили систематиков разделить старые линнеоны на разные виды. Так, например, формы золотой розги, относившиеся во времена Турессона к одному линнеону, разделены теперь на *Solidago virgaurea* и *S. lapponica.* Аналогичным образом в североамериканской флоре возникла пара видов — *Andropogon gerardi* и *A. halli.* В нашем исследовании также фигурируют возникшие из сезонных рас пары видов: *Origanum vulgare* и *O. tyttanthum, Cirsium arvense* и *C. ochrolepideum, Fumaria officinalis* и *F. vaillantii.*

В большинстве же случаев (как это видно и в настоящей работе) у южных и северных рас широко распространенных видов еще сохраняются одни и те же наименования. Теоретически и практически важной задачей является создание рациональной таксономии сезонных рас.

Следует также остановиться на значении изучения сезонных рас для геоботаники. Мак-Миллан (1960) подчеркивает, что дивергенция на сезонные расы обеспечивает приспособленность к целой гамме внешних условий не только отдельных видов, но и различных таксонов растительности (при согласованной дивергенции компонентов растительного сообщества). Совместная приспособительная эволюция компонентов сообщества приводит к общим экогенетическим градиентам, что обеспечивает континуум сообщества в довольно широком диапазоне меняющихся внешних условий. Исходя из этой концепции, Мак-Миллан пытался доказать значительную однородность североамериканских прерий от тропического побережья Мексиканского залива до их северной границы с лесной зоной в Канаде. Тезис о столь широких пределах однородности растительности прерий — на всем протяжении их меридионального распространения — сильно упрощен. Ошибочное заключение, к которому пришел Мак-Миллан, можно объяснить, во-первых, сильной распаханностью прерий, что не дает возможности восстановить в должной мере картину географической изменчивости растительности прерий, а во-вторых, тем, что он не изучал представителей всех сезонных групп растительности прерий, а исследовал лишь одну, пусть важную, но изолированную группу — поздноцветущие злаки-доминанты.

Проведенный в настоящей работе анализ феноло-географической изменчивости нескольких сезонных групп бореальной мезофитной растительности показал, что вопрос значительно сложнее, чем это предполагает Мак-Миллан. У видов одной и той же сезонной группы действительно наблюдается достаточно четко выраженная тенденция к общности экогенетических градиентов, о чем свидетельствуют материалы таблиц 6 и 7. Но экогенетические градиенты разных сезонных групп могут быть резко различными не только по величине, но и по знаку. В силу этого, по мере продвижения из одной природной зоны в другую, соотношения между разными сезонными группами меняются и, следовательно, меняется и сложение сообщества. Детальное выяснение этого вопроса требует специальных исследований.

Практические выводы из учения о сезонных экотипах очевидны. Рациональная интродукция новых видов требует умения различать сезонные расы. Разные сезонные расы одного и того же вида могут различаться не только морфологически, но и биохимически, что должно учитываться ресурсоведением. Различия в геномах сезонных рас открывают возможности дифференцированного их использования в селекции. В прикладной фенологии при составлении систем фенологических индикаторов необходимо учитывать возможность фенологической гетерогенности одних и тех же видов в разных природных зонах.

В заключение следует подчеркнуть серьезное научное значение рационально организованных фитофенологических наблюдений. Фенологические наблюдения по затрате труда и средств обходятся дешево.

Мак-Миллан затратил крупные средства для проведения своих работ. Ему пришлось организовать серию экспедиций, построить в разных зонах несколько «пересадочных» питомников с кондиционированными теплицами и значительным штатом обслуживающего персонала. Настоящая же работа является результатом наблюдений одного человека, занявших лишь часть его рабочего времени, что также говорит в пользу примененной методики.

ЛИТЕРАТУРА

Алехин В. В. (1938). Методика изучения растительности и флоры. Изд. 2-е. — Андреева И. И. (1964). Побегообразование и ритм сезонного развития одноименных видов в Московской области и на Батумском побережье. Бюлл. Гл. бот. сада, 54. — Артюшенко З. Т. (1963). Луковичные и клубнелуковичные растения для открытого грунта. — Бабушкин Л. Н. (1938). О некоторых способах определения температурных показателей скорости развития сельскохозяйственных культур. Тр. по с.-х. метеоролог., XXV. — Бабушкин Л. Н. (1956). Климат и сезонное развитие растительности. В кн.: Узбекская ССР. — Ворошилов В. Н. (1945). Фенологические наблюдения в связи с работами по интродукции и систематике растений. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 50, 1—2. — Ворошилов В. Н. (1960). Ритм развития у растений. — Григорьев Ю. С. (1953). Определитель растений окрестностей Сталинабада. — Жеребина З. И. (1931). Опыт ботанико-агрономического изучения костра безостого. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., XXV. — Лавренко Е. М. (1940). Степи СССР. В кн.: Растительность СССР, II. — Лисицын П. И. (1947). Вопросы биологии красного клевера. — Овчинников П. Н.

(1957). О некоторых направлениях в классификации растительности Средней Азии. Изв. отдел. естеств. наук АН Таджикск. ССР, 18. — Розанова М. А. (1947). Вид как экологическая проблема. Усп. совр. биолог., XXIII, 1. — Соколовская А. П. (1937). Климатипы *Agrostis gigantea* Roth. Бот. журн., 22, 5. — Толмачев А. И. (1932). Флора центральной части Восточного Таймыра, 1. Тр. Полярн. комисс., 8. — Флора Ленинградской области. (1955—1965). I—IV. Лен. гос. унив. — Шенников А. П. (1928). Фенологические спектры растительных сообществ. Тр. Вологодск. обл. с.-х. опытн. станц., 2. — Шульц Г. Э. (1950). Времена года Гиссарской долины. Сообщ. Тадж. ФАН ССР, 22. — Шульц Г. Э. (1958). Материалы для календаря природы окрестностей г. Сталинабада. Тр. АН Тадж. ССР. 99. — Шульц Г. Э. (1960). Календари природы в агроклиматических справочниках. Тр. фенолог. совещ. 1957 г. — Шульц Г. Э. (1967). Интразональные фенологические параллели. Бот. журн., 52, 8. — Шульц Г. Э. и М. А. Родионов. (1964). Сезонная жизнь ленинградской природы. В сб.: Природа Ленинграда и окрестностей. — Clausen J., D. D. Keck a. W. M. Hiesey. (1940). Experimental studies on the nature of species. I. Cornegie Inst. Wash. Public. 520. — Goodwin R. H. (1944). The inheritance of flovering time in a short-day species *Solidago sempervirens.* 29. — McMillan C. (1956—1957). Nature of the plant community. II, III. Amer. Journ. Bot., 43, 44. — McMillan C. (1959). The role of ecotypic variation in the distribution of the central Grassland of North-America. Ecol. monographs, 29, 4. — McMillan C. (1960). Ecotypes and community function. Amer. Naturalist, XCIV, 876. — McMillan C. (1965). Grassland community Fractions from central North-America under simulated climats. Amer. Journ. Bot., 52, 2. — Turesson G. (1925). The plant species in relation to habitat and climate. Hereditas, 6. — Turesson G. (1931). The selective effect of climate upon the plant species. Hereditas, 14.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 19 XI 1969).

SUMMARY

84 species of herbaceous Angiosperms common to the taiga and to the Pamiro-Alay mountain range were compared with respect to the time of blossoming. In the foothills of the Pamiro-Alay the seasonal development of nature proceeds two months in advance of that in the Taiga Zone. It is established, that, as a rule, the onset of the efflorescence in the taiga ecotypes takes place in a shorter time after the beginning of the vegetative season, as compared to the Pamiro-Alayan ecotypes. In the spring this difference is not great, but the nearer to the end of this season, the greater is the divergence in the time of the efflorescence. In summer it equals 40—50 days; in extreme cases (*Phragmites communis* Trin.) it attains 84 days.

ТОМ 55 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1970, № 9

УДК 581.527.4 : 581.9 (235.216)

В. Н. Павлов

ЭНДЕМИЗМ ФЛОРЫ ЗАПАДНОГО ТЯНЬ-ШАНЯ

V. N. PAVLOV. THE ENDEMISM OF THE WESTERN TIEN-SHAN FLORA

В статье рассматривается характер эндемизма одной из богатейших во флористическом отношении частей горной Средней Азии — Западного Тянь-Шаня, где насчитывается 365 эндемичных видов (13% всей флоры).

Анализируется географическая приуроченность эндемов, их распределение по высотным поясам и эколого-эдафическим типам местообитаний. Показана узкая приуроченность подавляющего большинства эндемов к определенным типам местообитаний; при этом две трети их обитают на участках с горными породами, находящимися на начальных и средних стадиях разрушения.

Анализируется спектр основных жизненных форм эндемов; показано его существенное отличие от спектра жизненных форм всей флоры в целом.

Рассматривается общий характер эндемизма Западного Тянь-Шаня; показано господство в настоящее время неоэндемов из полиморфных родов древнесредиземноморского и среднеазиатского происхождения, при некотором участии древних мезофильных эндемов-реликтов, тяготеющих к реликтовым сообществам. Такой характер эндемизма объясняется влиянием орогенеза и аридизации климата на растительный покров и гетерогенностью флоры.

Одной из примечательных особенностей растительного покрова Западного Тянь-Шаня является богатство его флоры. И по числу видов (2810 — по нашим подсчетам), и по оригинальности она стоит в ряду богатейших флор горной Средней Азии. Ее оригинальность обусловлена в первую очередь значительным числом эндемичных видов — их здесь 365, или 13% от общего числа видов флоры. Правда, мы рассматриваем в их числе ряд видов, не строго ограниченных в своем распространении пределами рассматриваемого «ядра» Западного Тянь-Шаня, а относящихся скорее к категории субэндемов (Малышев, 1965; Юрцев, 1968), так как они образуют иррадиации на периферические и соседние горные хребты: Сырдарьинский Каратау, Моголтау, Ферганский, а иногда встречаются в единичных местонахождениях и на более отдаленных территориях (Киргизский хребет, Чу-Илийские горы).

Как по абсолютному числу эндемов, так и по проценту эндемизма флоры Западный Тянь-Шань значительно превосходит другие территории Средней Азии, соизмеримые по площади. Так, по подсчетам Н. И. Рубцова (1956), во флоре Северного Тянь-Шаня 225 эндемов (9% флоры), для флоры Сырдарьинского Каратау Н. В. Павлов (1948) определил количество эндемов — 150 видов (7.5%), а во флоре бассейна р. Зеравшан К. З. Закиров (1961) обнаружил 196 эндемичных видов (тоже 7.5%).

Эндемы в Западном Тянь-Шане имеются в одной трети (33) семейств флоры и в 132 родах, тогда как аналогичные данные для Северного Тянь-Шаня — 28 и 95, а в бассейне р. Зеравшан Закиров отметил эндемы в 27 семействах. Общее число эндемов и их распределение по семействам и родам представлено в таблице.

Число эндемичных родов невелико — их 5, однако это столько же, сколько в Северном Тянь-Шане (Рубцов, 1956) с территорией втрое большей (Северный Тянь-Шань — 150 тыс. км^2, Западный Тянь-Шань, в на-

Список семейств и родов флоры западного Тянь-Ш
в которых имеются эндемичные виды

Семейства, роды	Число видов	
	эндемов	общее
Сем. *Pinaceae*		
Род *Abies*	1	1
Сем. *Cupressaceae*		
Род *Juniperus*	3	8
Сем. *Gramineae*		
Род *Stipa*	2	16
Pentatherum	1	3
Agrostis	1	6
Poa	1	21
Eremopoa	1	4
Bromus	2	18
Agropyron	1	21
Elymus	3	9
Сем. *Liliaceae*		
Род *Eremurus*	3	9
Gagea	3	21
Allium	11	54
Tulipa	11	19
Сем. *Iridaceae*		
Род *Juno*	3	7
Сем. *Salicaceae*		
Род *Populus*	1	6
Сем. *Betulaceae*		
Род *Betula*	1	8
Сем. *Urticaceae*		
Род *Parietaria*	1	4
Сем. *Santalaceae*		
Род *Thesium*	2	3
Сем. *Polygonaceae*		
Род *Rumex*	1	15
Calligonum	1	1
Polygonum	4	36
Сем. *Caryophyllaceae*		
Род *Arenaria*	1	6
Silene	5	26
Dianthus	4	10
Сем. *Ranunculaceae*		
Род *Delphinium*	1	14
Aconitum	1	4
Ranunculus	3	34
Adonis	1	3
Сем. *Cruciferae*		
Род *Erysimum*	5	
Arabis	3	
Pseudoclausia	2	
Parrya	7	
Christolea	1	
Draba	1	
Crambe	1	
Stroganovia	1	
Stubendorffia	1	
Сем. *Crassulaceae*		
Род *Rhodiola*	1	
Rosularia	1	
Сем. *Saxifragaceae*		
Род *Bergenia*	1	
Сем. *Rosaceae*		
Род *Exochorda*	1	
Malus	4	
Crataegus	1	
Rubus	1	
Sanguisorba	1	
Rosa	1	
Prunus	1	
Amygdalus	2	
Cerasus	1	
Сем. *Papilionaceae*		
Род *Medicago*	1	
Calophaca	1	
Chesneya	1	
Astragalus	36	
Tragacantha	2	
Oxytropis	21	
Glycyrrhiza	1	
Cicer	1	
Hedysarum	13	
Сем. *Euphorbiaceae*		
Род *Euphorbia*	3	
Сем. *Vitaceae*		
Род *Vitis*	1	
Сем. *Malvaceae*		
Род *Alcea*	1	
Сем. *Violaceae*		
Род *Viola*	1	

Продолжение

Семейства, роды	Число видов	
	эндемов	общее
Сем. *Umbelliferae*		
Род *Schrenkia*	3	6
Prangos	1	5
Bupleurum	1	6
Ligusticum	1	2
Selinum	4	4
Bunium	1	5
Scaligeria	4	10
Libanotis	5	8
Sphenocarpus	1	1
Aulacospermum	1	5
Trachydium	2	2
Peucedanum	1	1
Talassia	1	2
Ferula	9	26
Dorema	1	1
Сем. *Primulaceae*		
Род *Androsace*	1	9
Сем. *Plumbaginaceae*		
Род *Acantholimon*	5	12
Сем. *Gentianaceae*		
Род *Swertia*	1	5
Сем. *Convolvulaceae*		
Род *Convolvulus*	1	8
Сем. *Boraginaceae*		
Род *Heliotropium*	1	4
Onosma	1	4
Lepechiniella	1	3
Stephanocaryum	1	1
Rindera	5	11
Trachelanthus	1	1
Cynoglossum	1	3
Сем. *Labiatae*		
Род *Scutellaria*	6	17
Lophanthus	1	2
Nepeta	2	13
Pseudoeremostachys	1	1
Dracocephalum	3	16
Eremostachys	6	13
Phlomis	6	10
Сем. *Labiatae*		
Род *Lagochilus*	3	8
Stachys	1	5
Salvia	2	7
Schraderia	1	1
Thymus	1	8
Сем. *Scrophulariaceae*		
Род *Linaria*	1	4
Scrophularia	2	11
Euphrasia	1	5
Pedicularis	4	14
Сем. *Rubiaceae*		
Род *Asperula*	1	8
Rubia	1	3
Сем. *Caprifoliaceae*		
Род *Lonicera*	1	13
Сем. *Campanulaceae*		
Род *Asyneuma*	1	3
Sergia	1	1
Сем. *Compositae*		
Род *Ugamia*	1	1
Trichanthemis	4	7
Lepidolopha	2	3
Tanacetopsis	2	4
Senecio	2	8
Ligularia	3	10
Echinops	1	8
Cousinia	29	52
Hypacanthium	1	1
Saussurea	4	9
Jurinea	7	14
Olgaea	1	1
Serratula	1	5
Syreitschikovia	1	1
Rhaponticum	2	3
Centaurea	3	10
Scorzonera	1	13
Taraxacum	1	27
Lactuca	1	6
Cephalorrhynchus	1	2
Cicerbita	2	4

шем понимании, — 44 тыс. км^2). Рассмотрим эндемичные роды более подробно.

Sphenocarpus Eug. Kor. Бот. матер. Герб. Инст. бот. и зоолог. АН УзССР, VIII : 22 (1947). Род пропущен Р. В. Камелиным (1965) в перечне родовых эндемов горной Средней Азии. Единственный вид — *S. eryngioides* известен пока только из одного местонахождения в Чаткальском хребте (ущелье Итокар, восточная часть южного макросклона хребта), где растет по берегам ручьев в среднем поясе.

Е. П. Коровин, отнеся *Sphenocarpus* к подтрибе *Seselinae* сем. Зонтичных, отметил сходство ряда признаков его с признаками рода *Sanicula*. Внутри трибы *Ammineae* род занимает изолированное положение.

Stephanocaryum M. Pop. Бот. матер. Герб. Бот. инст. АН СССР, XIV : 340 (1951). *S. olgae* (B. Fedtsch.) M. Pop. — единственный вид рода — обитает в альпийском поясе на известняках. Б. А. Федченко (Fedtschenko, 1903), описавший это растение как представителя гималайского рода *Trigonotis*, считал его реликтовым элементом третичной гидрофильной флоры. М. Г. Попов (1951) отнес растение к трибе *Eritrichieae* (по положению и форме площадки прикрепления орешка), где оно занимает совершенно обособленное место, обнаруживая некоторое родство только со своеобразным гималайским видом *Eritrichium pistulosum* Clarke; оригинальность нашего вида подчеркивается постоянной супротивностью листьев — признаком, редчайшим в сем. *Boraginaceae.*

Pseudoeremostachys M. Pop. Нов. мем. Моск. общ. исп. прир., XIX : 148 (1940). Считая этот монотипный род важным звеном, отражающим связь рода *Eremostachys* с трибой *Marrubieae*, Попов (1940) относит представителя его, *P. sewertzowii* (Herd.) M. Pop., к реликтовым типам флоры, к остаткам некогда (в плиоцене) богато представленной группы западных средиземноморских видов. Б. А. Быков (1965а) характеризует этот вид как мезоксерофитный многолетник. В настоящее время он распространен в Западном Тянь-Шане и в восточной половине хребта Каратау от нижнего до субальпийского пояса.

Ugamia N. Pavl. Вестн. АН Казахск. ССР, VIII : 25 (1950). Монотипный род своеобразного облика подтрибы *Chrysantheminae* (трибы *Carduoideae*), имеющей в Западном Тянь-Шане один из очагов видообразования (*Trichanthemis*, *Tanacetopsis*). Ближайшее родство — горный среднеазиатский род *Trichanthemis* (от Джунгарского Алатау до Памиро-Алая). Единственный вид — *U. angrenica* (Krasch.) Tzvel. — встречается на щебнистых и каменистых склонах, на галечниках в субальпийском и альпийском поясах. П. П. Поляков (1967) относит наш вид к роду *Cancrinia.*

Hypacanthium Juz. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 3 : 324 (1936). Род трибы *Cynareae* (подтрибы *Carduinae*), близкий к распространенному в высокогорьях Центрального и Западного Тянь-Шаня роду *Schmalhausenia*; Поляков (1967) считает его по устройству цветков и форме соцветия неотличимым от вышеназванного рода. Единственный вид — *H. echinopifolium* (Bornm.) Juz. — встречается в высокогорьях Таласского, Чаткальского, Кураминского и Ферганского хребтов, где приурочен к каменистым осыпям.

Как видно, среди эндемичных родов есть и древние, обособленные роды (*Sphenocarpus*, *Stephanocaryum*, *Pseudoeremostachys*) и более молодые (*Ugamia*, *Hypacanthium*).

Эндемы распространены по территории Западного Тянь-Шаня неравномерно. Только четверть общего числа — 96 видов — относится к видам широкого распространения, встречаясь на различных хребтах, часто достаточно удаленных друг от друга (Таласском и Чаткальском, Пскемском и Кураминском и т. п.). Это такие виды, как *Abies semenovii*, *Elymus ugamicus*, *Allium pskemense*, *Tulipa dasystemonoides*, *Rhodiola viridula*, *Astragalus ugamicus*, *Oxytropis albovillosa*, *Hedysarum jaxarticum*, *Schrenkia ugamica*, *Bupleurum czimganicum*, *Ferula prangifolia*, *F. ugamica, Convolvulus tschimganicus, Cynoglossum capusii, Pedicularis korolkovii, Ugamia angrenica, Cousinia bonvalotii, C. egregia, Saussurea ispajensis*, *Syreitschikovia spinulosa* и многие другие.

Представляет интерес рассмотрение приуроченности видов к высотным поясам растительности: низкогорному пустынному, среднегорному степному и высокогорному субальпийскому и альпийскому (В. Н. Павлов, 1959, 1967, и др.).

Среди эндемов широкого распространения только один вид (*Cousinia pseudoaffinis*) является строго низкогорным, остальные либо распространены в более высоких поясах гор, либо амплитуда высот их распространения перекрывает два или более поясов. При этом даже в альпийском поясе число эндемов этой группы довольно велико — 41 (с учетом видов, встречающихся и ниже).

Вторая по величине группа эндемов — виды широкого западнотяньшанского ареала, но встречающиеся также и на хр. Сырдарьинский Каратау. В эту группу входят 76 видов, среди них *Tulipa kaufmanniana*, *Juno coerulea*, *Dianthus karataviensis*, *Parrya asperrima*, *Potentilla fedtschenkoana*, *Amygdalus petunnikovii*, *Calophaca tianschanica*, *Astragalus amygdalinus*, *Oxytropis pilosissima*, *Scaligeria ugamica*, *Ferula tenuisecta*, *Trachelanthus korolkovii, Phlomis brachystegia, Cousinia vicaria, Rhaponticum karatavicum* и ряд других. Среди эндемов этой группы нет ни одного узкоальпийского вида, и вообще в альпийский пояс заходят только 9 из 76 видов группы, а в субальпийском встречаются 22 вида, из них 4 являются высокогорными в широком смысле (субальпийско-альпийскими) и только один *Arabis karatavica* специфичен для субальп. Большая же часть эндемов, встречающихся в этом поясе, имеет здесь верхнюю границу, обитая как в среднем, так и в нижнем поясах.

Третья крупная группа — это эндемы Чаткальского хребта, одного из самых значительных по протяженности в Западном Тянь-Шане. Мы насчитываем 64 вида. Это *Tulipa ferganica, Adonis leiosepala, Cerasus ferganensis*, *Astragalus aflatunensis*, *A. namanganicus*, *Oxytropis tschatkalensis, Hedysarum gypsaceum, Sphenocarpus eryngioides, Acantholimon nabievii*, *Lophanthus tschimganicus*, *Cousinia pentacanthoides*, *Rhaponticum namanganicum* и др. 8 видов этой группы являются, строго говоря, субэндемами, так как найдены на северо-западной стороне Ферганского хребта. Это виды плодово-ореховых лесов: *Exochorda tianschanica*, *Crataegus ferganensis*, *Scaligeria tschimganica*, вид пестроцветных толщ *Salvia schmalhausenii* и некоторые другие. Среди чаткальских эндемов преобладают виды среднегорного пояса, только в нем встречаются 34 вида, а с учетом видов с более широкой высотной амплитудой число эндемов среднегорья достигает 40. Очень мало известно высокогорных эндемов; это, вероятно, отчасти объясняется недостаточной изученностью высокогорий в связи с их труднодоступностью.

Большая группа эндемов (29 видов) отмечена только для хр. Таласский Алатау. Это *Stipa talassica*, *Medicago ochroleuca*, *Oxytropis talassica*, *Alcea talassica*, *Schrenkia kultiassovii*, *Libanotis talassica*, *Pedicularis masalskyi*, *Senecio nuraniae*, *Cousinia margaritae* и др.

20 эндемов являются общими для Таласского Алатау и Каратау: *Stipa karataviensis*, *Allium inops*, *Thesium minkwitzianum*, *Astragalus neo-lipskianus*, *Hedysarum severzovii*, *Thymus karatavicus*, *Sergia sewerzowii*, *Lepidolopha karatavica*, *Olgaea pectinata* и некоторые другие. Интересно, что это исключительно виды предгорий и среднегорий, среди них нет ни одного высокогорного, тогда как среди эндемов только Таласского Алатау высокогорные виды составляют более половины от общего числа (15 из 29).

Довольно значительна (23 вида) группа эндемов Кураминского хребта: *Eremurus hilariae, Rumex angrenii, Parrya kuramensis, Prunus mirabilis*, *Astragalus pseudoamygdalinus*, *Tragacantha kuramensis*, *Ferula juniperina, Acantholimon margaritae* и т. д. Среди них 3 высокогорных вида (из них 2 — *Polygonum korotkovae* и *Bunium angrenii* — строго альпийские), большая же часть — виды низкогорий и среднегорий (12 только в среднем поясе).

Около трех десятков видов являются пока формальными эндемами Пскемского (15) и Угамского (14) хребтов. Среди них на Пскемском хребте встречаются *Silene jucunda*, *Dianthus attenuatus*, *Ranunculus pskemensis*, *Acantholimon pskemense* и т. д., на Угамском — *Poa eligulata*, *Bromus pskemensis*, *Bergenia ugamica*, *Oxytropis anaulgensis*, *Cousinia ugamensis* и др. Среди них нет ни одного строго низкогорного вида; в других поясах виды распределены более или менее равномерно вплоть до альп.

Эндемами Чаткальского и Кураминского хребтов являются 9 видов: *Juniperus drobovii*, *Parrya saxifraga*, *Astragalus mackewiczii*, *Glycyrrhiza laxissima*, *Androsace angrenica*, *Lagochilus hirsutissimus*, *Cousinia ambigens*, *C. angreni* и *C. pentacantha*. Последний вид встречается и в Моголтау. Из них только 2 (*Parrya* и *Androsace*) являются высокогорными, остальные встречаются в низкогорьях (4 вида) и среднегорьях (3).

Общими для Кураминского хребта и Моголтау являются 8 эндемичных видов: *Gagea incrustata*, *Tulipa mogoltavica*, *Astragalus mogoltavicus*, *A. sprygini*i, *Cicer mogoltavicus*, *Peucedanum mogoltavicum*, *Ferula conocaula* и *Heliotropium mogoltavicum*. Все это виды, не поднимающиеся выше среднегорного пояса.

Только в хр. Каржантау найдены пока 5 видов: *Arabis popovii*, *Crambe amabilis*, *Eremostachys ebracteolata*, *Cousinia dolichophylla*, *C. xanthiocephala*. Из них последний вид низкогорный, остальные приурочены к среднегорьям.

В долине р. Нарын (нижнее течение), на склонах Узун-Ахматского хребта обитают 6 эндемичных видов: *Calligonum usunachmatense*, *Polygonum usunachmaticum*, *Astragalus thaumatothamnus*, *Hedysarum setosum*, *Vitis usunachmatica* и *Libanotis unicaulis* (последний встречается и в предгорьях Ферганского хребта по левобережью Нарына). Это также виды нижнего и среднего поясов гор.

В общем же распределение эндемов по основным высотным поясам таково: в нижнем поясе 100 эндемичных видов, в среднегорном — 217, в субальпийском — 116, в альпийском — 90.

Обнаруживается параллелизм с распределением видов флоры в целом: так же, как и там, максимум разнообразия приходится на средний пояс. Примечательно, что среди субэндемов (выходящих за пределы Западного Тянь-Шаня) преобладают виды низкогорного и среднегорного поясов, а высокогорные составляют только четверть их общего числа и среди них нет ни одного вида, строго приуроченного к альпийскому поясу. Это свидетельствует о правомерности выделения «высокогорного ядра» Западного Тянь-Шаня в качестве особой ботаникогеографической единицы. Точно так же поступил Н. А. Гвоздецкий (1968) при физикогеографическом районировании СССР.

Из многочисленных эндемов Западного Тянь-Шаня только 9 являются доминантными видами растительных формаций. Это *Abies semenovii*, *Exochorda tianschanica*, *Ferula pallida*, *F. prangifolia*, *F. tenuisecta*, *Acantholimon litvinovii*, *Cousinia bonvalotii*, *C. egregia* и *C. vicaria*. Более или менее широко распространены сообщества формаций тонкорассеченной и прангосолистной ферул, остальные занимают ограниченные площади.

Представляют интерес родственные связи эндемов-доминантов.

Abies semenovii B. Fedtsch. Бореальный по происхождению вид, близко родственный сибирской пихте — *A. sibirica* (Комаров, 1934), от которой отличается более длинной и мягкой хвоей (до 4 см дл.). На реликтовый характер вида указывают Б. А. Федченко (1904, 1915), М. Г. Попов (1938, 1949), Е. П. Коровин (1934, 1962), Н. В. Павлов (1948) и др.

Exochorda tianschanica Gontsch. Н. Ф. Гончаров (1934) отнес этот вид наряду с памиро-алайской *E. albertii* к третичным реликтам. Реликтовость рода в целом подтверждается дизъюнктивным характером ареала (Средняя Азия и Китай — Гончаров, 1934; Rehder, 1949).

Ferula pallida Eug. Kor. и *F. tenuisecta* Eug. Kor. Коровин (1939, 1940, 1947б) относит оба вида к серии *Ovina* секции *Xeronarthex* подрода *Peucedanoides*. Это горные ксероморфные виды, обладающие широкой экологической амплитудой, что указывает на их эволюционную продвинутость. Экологическая гибкость проявляется и в современном распространении обоих видов, выходящих за пределы Западного Тянь-Шаня на север — в Каратау, на Киргизский хребет, а *F. tenuisecta* — до Чу-Илийских гор.

Ferula prangifolia Eug. Kor. Автор вида относит его к серии *Ceratophylla* секции *Xeronarthex* (1947а). Среди других видов серии *F. prangifolia* вместе с *F. grigorievii* (Бадахшан, Шугнан) занимает обособленное положение по наличию трех канальцев между ребер плодика (у остальных видов канальцы одиночные). Формирование видов прогрессивого подрода *Peucedanoides* Коровин (1940) связывает с горообразованием на территории Средней Азии.

Acantholimon litvinovii Lincz. Как считает И. А. Линчевский (1961), этот вид представляет собой продукт дальнейшей ореофитизации субальпийского *A. korolkovii*, распространенного в Западном Тянь-Шане и Памиро-Алае; он же в свою очередь близок к *A. alatavicum*, ареал которого простирается от Тарбагатая до Памиро-Алая, а высотные пределы более широки. Как тип растительности трагакантники, куда относятся формации с господством видов *Acantholimon*, широко представлены в Памиро-Алае, Центральном Тянь-Шане, на Памире, а также в горах южного и западного Ирана, Хорасана и Афганистана (Коровин, 1962; Головкова, 1959; Выходцев, 1967). На Западном Тянь-Шане и в Киргизском хребте они имеют свою северную границу.

Cousinia vicaria M. Kult. С. В. Юзепчук (1932) отнес этот вид в особую западнотяньшанскую серию *Scabridae*, где *C. vicaria* приурочена в целом к более южным хребтам (Пскемский, Угамский, Чаткальский), тогда как в Таласском Алатау и Каратау ее замещает *C. scabrida*. На востоке горной Средней Азии, в предгорьях Северного Тянь-Шаня и Джунгарского Алатау, эта группа представлена видом *C. dolicholepis* Schrenk (серия *Eudolicholepides*). Обе серии вместе образуют связанный общностью происхождения цикл видов (Юзепчук, 1932).

Cousinia bonvalotii Franch. Еще А. Бунге (Bunge, 1865) установил особую секцию *Alpinae*, куда отнес ряд высокогорных азиатских видов. О. В. Чернева (1962) объединила в ней 27 видов, из которых 24 встречаются в Памиро-Алае и южнее (Копет-Даг, Афганистан), один вид — *C. caespitosa* — является общим для Западного Тянь-Шаня и Памиро-Алая, а 2 — *C. bonvalotii* и *C. chrysantha* — эндемичны в Западном Тянь-Шане, где первый является доминантом трагакантовой формации (В. Н. Павлов, 1959, 1967). Виды секции *Alpinae* образуют ряд формаций в горах Памиро-Алая (Быков, 1965б; Выходцев, 1967).

Cousinia egregia Juz. Чернева (1962) выделяет этот вид в особую секцию *Abolinia*, куда вместе с ним относит *C. abolinii* из Центрального Тянь-Шаня и *C. dolichophylla* — узкий эндем хребта Каржантау. Секция *Abolinia* является промежуточной между центральной секцией рода — секцией *Cousinia*, виды которой встречаются исключительно в низкогорьях и среднем поясе гор Средней Азии, Ирана и Закавказья, — и специализированной секцией *Eriocousinia*, объединяющей почти исключительно высокогорные виды каменистых местообитаний хребтов Памиро-Алая. Г. Т. Сидоренко (1953) описал ряд сообществ с господством *C. egregia* на Кураминском хребте, нами сообщества кузинии отборной отмечены на Чаткальском (В. Н. Павлов, 1967), Пскемском и Угамском хребтах.

Как считают А. Л. Тахтаджян (1937) и М. В. Культиасов (1946), предками *Cousinia* были третичные формы рода *Arctium* — типичного представителя аркто-третичной лесной флоры. По мере сокращения Тэтиса, трансформируясь под влиянием увеличения сухости климата, третичные лопухи дали начало роду кузиния, достигшему в условиях горной Средней Азии поразительного разнообразия и заселившему самые различные экологические ниши во всех поясах гор. При этом наиболее мезофильные древние виды тяготеют к северо-восточному крылу ареала, а южнее распространены более молодые, продвинутые. Если принять точку зрения Тахтаджяна и Культиасова на направление эволюции внутри рода, становится понятным возрастание видового богатства и фитоценотической роли кузиний в растительном покрове гор Средней Азии по мере движения к юго-западу. Вероятно, именно на Западном Тянь-

Шане проходит северо-восточная граница доминантной части ареала рода. В Памиро-Алае кузиниевики играют уже значительную роль в растительном покрове (Выходцев, 1967).

Краткий обзор эндемов-доминантов, как и рассмотрение родственных связей эндемичных родов Западного Тянь-Шаня, подтверждает гипотезу М. Г. Попова (1927, 1929, 1938, 1940) о гетерогенности флоры Западного Тянь-Шаня. Эта флора является частью флоры Древнего Средиземья, обнаруживая наибольшую общность с более южными территориями, прежде всего с флорой Памиро-Алая, на что указывали еще Б. А. Федченко (1904, 1915), В. И. Липский (1907) и др.; вместе с тем как среди эндемичных родов, так и среди эндемов-доминантов имеются несомненные выходцы из мезофильной третичной флоры (флоры Гинкго, по Попову, 1927) — *Stephanocaryum olgae*, *Abies semenovii*, *Exochorda tianschanica*.

Экологически эндемы Западного Тянь-Шаня неоднородны. Доказательством этого может послужить анализ приуроченности эндемичных видов к различным местообитаниям. Мы сгруппировали все местообитания в следующие 8 эколого-эдафических типов: 1) скалы, 2) осыпи, 3) галечники, 4) каменисто-щебнистые склоны, 5) пестроцветные толщи, 6) щебнисто-мелкоземные склоны, 7) сухие глинистые (лёссовые) склоны, 8) местообитания достаточного увлажнения (как правило, мелкоземные).

Количественное распределение эндемов по выделенным типам таково: 285 видов (78% от общего числа) встречаются только в одном каком-либо типе местообитаний; из них около половины — 132 вида — приурочены к каменисто-щебнистым склонам, 64 встречаются только на сухих глинистых склонах, 40 видов — в мезофильных местообитаниях, 22 — на скалах, по 8 видов — на осыпях, пестроцветных толщах и щебнисто-мелкоземных склонах, 3 — на галечниках.

80 видов имеют меньшую специализацию по отношению к эколого-эдафическим условиям, встречаясь в двух (73 вида) и даже в трех (7 видов) типах местообитаний. Виды этой группы, как правило, встречаются на экологически близких типах субстрата: на скалах и осыпях (21 вид), каменисто-щебнистых и сухих мелкоземных склонах (26), на каменисто-щебнистых склонах и осыпях (6 видов) и т. п. Всего к местообитаниям начальных и средних стадий разрушения горных пород (скалы, осыпи, пестроцветные толщи, каменисто-щебнистые склоны и т. п.) приурочены 247 видов (67.7% всех эндемов). Если же связывать приуроченность к определенным типам местообитаний со степенью мезофильности или ксерофильности вида, а эта связь очевидна, то можно констатировать господствующий в Западном Тянь-Шане ксерофитизм эндемов. Только 40 из них можно отнести к еумезофитам (10.9%), еще 13 встречаются как в мезофильных местообитаниях, так и в более сухих: на сухих глинистых склонах (4), каменисто-щебнистых (5), галечниках и т. д. Остальные эндемы — $^5/_6$ общего числа — ксерофиты. Правда, часть из них относится, по-видимому, к ксерофилизованным мезофитам, широко представленной групше растений в Западном Тянь-Шане (Культиасов, 1937, 1953 и др.).

Спектр основных жизненных форм эндемов таков: деревья — 13 видов, или 3.6% (во всей флоре 2.5%), кустарники — 23 вида, или 6.3% (5.8%), полукустарники — 19 видов, или 5.2% (3.2%), травянистые многолетники — 290 видов, или 79.2% (во флоре в целом 64%), двулетники — 13 видов, или 3.5% (4.5%), однолетники — 8 видов или 2.2% (во всей флоре 19.9%).

Сравнение спектра жизненных форм эндемов с подобным спектром всей флоры в целом показывает значительные различия между ними. Прежде всего обращает на себя внимание малый процент эндемов-однолетников. Если учесть, что полосой сосредоточения однолетников являются предгорья, климатически и эдафически слабо отграниченные от прилегающих равнин, то малое число однолетних эндемов становится понятным. Из имеющихся эндемов 3 вида — общие с Каратау: *Astragalus compositus*, *Euphrasia karataviensis* и *Senecio nuraniae*, а *Heliotropium mogoltavicum* распространен на Кураминском хребте и Моголтау. Только 1 эндем-однолетник (*Polygonum agreste*) имеет более или менее широкое распространение, но встречается в редких для нижнего и среднего поясов мезофильных условиях речных долин. Все виды этой группы можно отнести к категории мелких видов.

Велико различие в процентном соотношении между эндемами — травянистыми многолетниками и другими группами по сравнению со спектром всей флоры; процент эндемичных видов деревьев, кустарников и полукустарников несколько больше, чем в общем спектре. Последний факт очень хорошо согласуется с представлениями Попова (1929) о специфичности условий Западного Тянь-Шаня и Западного Памиро-Алая (значительно большей мягкости, большей влажности климата, чем в других частях горной Средней Азии). Этим и объясняется сосредоточение здесь многих древесно-кустарниковых эндемов, а также реликтов мезофильного типа (*Ostrovskia magnifica*, *Juglans fallax* и др.).

Наконец, о характере западнотяньшанского эндемизма. Как и вся флора в целом, эндемы неоднородны и по происхождению, и по времени формирования. Этапы развития флоры и растительности на территории Средней Азии, начиная с мела, а также возможные источники ее формирования довольно детально рассмотрены Коровиным (1961) и Поповым (1963); они использовали для этого обширную геологическую, палеоботаническую и палинологическую литературу наряду с привлечением данных исторической географии растений. Мы ограничимся только выявлением степени участия эндемов разных корней: мезофильного и ксерофильного в современной флоре.

Среди эндемов, как уже отмечено выше, есть несомненно древние, реликтовые типы — эпибиотики (Вульф, 1932, 1941): *Exochorda tianschanica*, *Calophaca tianschanica*, *Vitis usunachmatica*, *Trachelanthus korolkovii*, *Stephanocaryum olgae*, *Sergia sewerzowii* и некоторые другие.

Это виды мезофильной природы, обитатели тенистых лесов и высокогорий. Однако число их ничтожно по сравнению с основной массой эндемов, связанных в своем распространении с господствующими в настоящее время в Западном Тянь-Шане субаридными и аридными сообществами (Коровин и Розанов, 1938; Коровин, 1961), а также с автохтонными среднеазиатскими типами гумидного ряда — лугостепями из крупных зонтичных (*Prangos*, *Ferula*), некоторыми специфическими формациями высокогорных лугов (например, с *Polygonum bucharicum*) и т. п. Многие из видов этой группы приурочены к склонам с постоянно обновляющейся экспозицией (скальным участкам, осыпям). И среди них есть некоторая часть древних форм (виды *Thesium*, *Lepidolopha*, *Pseudoeremostachys*, *Trichanthemis*, *Schraderia*, *Schrenkia* и др. Возраст их определяется Камелиным (1965) как неогеновый. Однако в подавляющем большинстве это неоэндемы из полиморфных родов древнесредиземноморского и среднеазиатского происхождения — *Cousinia*, *Eremurus*, *Prangos*, *Ferula*, *Tulipa*, *Eremostachys*, *Phlomis*, *Hedysarum*, *Astragalus* (секции *Miobroma*, *Xiphidium*, *Chaetodon*), *Oxytropis* (секции *Eumorpha*, *Sphaerantella*, *Physocarpon*), *Tragacantha*, *Acantholimon*, *Rindera* и т. п., а также представители ряда родов иного происхождения, давших в Средней Азии, в том числе и на Западном Тянь-Шане, вспышку вторичного видообразования в связи с орогенезом и аридизацией климата: *Dianthus*, *Silene*, *Parrya*, *Libanotis*, *Selinum*, *Scutellaria*, *Pedicularis*, *Saussurea*, *Jurinea* и многие другие роды (см. Н. В. Павлов, 1948, 1956; Попов, 1949, 1963). Виды этой большой группы — более 80% всего числа эндемов — «обжили» все пояса гор, приспособившись к разнообразию условий в их пределах. Свидетельством их эволюционной молодости является часто слабая отграниченность от родственных видов.

Подведем итоги: 1) высокий эндемизм флоры Западного Тянь-Шаня (365 видов, или 13% флоры) есть закономерный результат сложной истории ее развития, доказательством чего служит анализ как родовых эндемов, так и эндемов-доминантов; 2) не подлежит сомнению решающее влияние на флороценогенез аридизации климата; отражением этого является преобладание среди эндемов видов ксерофильного характера и соответствующей приуроченности, с одной стороны, и тяготение мезофильных реликтов к реликтовым группировкам, с другой; 3) анализ спектра жизненных форм и происхождения эндемов подтверждает представления М. Г. Попова о гетерогенности флоры Западного Тянь-Шаня и о существенном воздействии на ее формирование орогенеза.

ЛИТЕРАТУРА

Быков Б. А. (1965а). Ареалы некоторых эндемов Казахстана. Матер. Герб. Инст. бот. АН КазССР, 4. — Быков Б. А. (1965б). Доминанты растительного покрова Советского Союза, III. — Вульф Е. В. (1932). Введение в историческую географию растений. Прилож. 52 к Тр. по прикл. бот., генет. и селекц. — Вульф Е. В. (1941). Понятие о реликте в ботанической географии. Матер. по истор. флоры и растит. СССР, 1. — Выходцев И. В. (1957). Опыт классификации растительности Тянь-Шане-Алайского горного сооружения. Проблемы ботаники, IX. — Гвоздецкий Н. А. (1968). Среднеазиатская горная страна. В кн.: Физико-географическое районирование СССР. — Головкова А. Г. (1959). Растительность Центрального Тянь-Шаня, 1. — Гончаров Н. Ф. (1934). *Exochorda tianschanica* Gontsch. in: Sched. herb. Fl. As. Med. XXI—XXIII. Тр. САГУ, сер. VIII в., Ботаника, 17. — Закиров К. З. (1961). Флора и растительность бассейна реки Зеравшан. II. Конспект флоры. — Камелин Р. В. (1965). О родовом эндемизме флоры Средней Азии. Бот. журн., 50, 12. — Комаров В. Л. (1934). Класс *Coniferales* (хвойные). Флора СССР, 1. — Коровин Е. П. (1934). Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. — Коровин Е. П. (1939). Главнейшие линии в систематике рода *Ferula*. L. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 48, 5—6. — Коровин Е. П. (1940). Дифференцирующая роль условий существования в эволюции растений. Род *Ferula* L. В сб.: Растение и среда. — Коровин Е. П. (1947а). Новые виды сем. зонтичных флоры Узбекистана 1. Бот. матер. Инст. бот. и зоолог. АН УзССР, VIII. — Коровин Е. П. (1947б). Иллюстрированная монография рода *Ferula* (Tourn.) L. — Коровин Е. П. (1961—1962). Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. Кн. I и II. Изд. 2-е. — Коровин Е. П. и Е. Е. Короткова. (1946). Типы растительности Средней Азии. Тр. САГУ, нов. сер. 8, биолог. науки, кн. II. — Коровин Е. П. и Розанов А. Н. (1938). Почвы и растительность Средней Азии как естественная производительная сила. Тр. САГУ, сер. XIIа, геогр. вып., 17. — Культиасов М. В. (1937). Эколого-географический метод в систематике растений. Сов. бот., 1. — Культиасов М. В. (1946). Этюды по формированию растительного покрова жарких пустынь и степей Средней Азии. Матер. по истории флоры и растит. СССР, II. — Культиасов М. В. (1950). Проблема становления жизненных форм у растений. Проблемы ботаники, 1. — Культиасов М. В. (1953). Эколого-исторический метод в интродукции растений. Бюлл. Бот. сада АН СССР, 15. — Культиасов М. В. (1957). Организация исследовательских работ в системе Академии наук СССР по эколого-историческому анализу флор Кавказа, Средней Азии и Дальнего Востока в целях интродукции. Тр. БИН АН СССР, сер. VI, 5. — Культиасов М. В. (1961). Эколого-экспериментальный метод в решении вопросов исторического развития флоры Средней Азии. Тр. Ташкентск. гос. унив., нов. сер., 187. — Культиасов М. В. (1967). Экогенетический анализ многолетних люцерн. В сб.: Люцерна тяньшанская и опыт ее интродукции. — Линчевский И. А. (1961). Новые виды рода *Acantholimon* из Средней Азии. Бот. матер. Герб. БИН АН СССР, XXI. — Липский В. И. (1907). По горным областям Русского Туркестана (Тянь-Шаня). Изв. РГО, XIII. — Малышев Л. И. (1965). Высокогорная флора Восточного Саяна. Обзор сосудистых растений, особенности состава и флорогенезис. — Павлов В. Н. (1959). Растительность Бостандыка и перспективы ее хозяйственного использования. Изв. АН КазССР, бот. и почвовед., 1 (4). — Павлов В. Н. (1967). Растительный покров бассейна р. Сукок. В сб.: Борьба с эрозией почв и селевыми потоками в Средней Азии. Тр. Чаткальской горн. мелиоративн. станц., 2. — Павлов Н. В. (1948). Ботаническая география СССР. — Павлов Н. В. (1950). Новые растения Казахстанской флоры, III. Вестн. АН КазССР, 8. — Павлов Н. В. (1956). Анализ флоры Бостандыка. Растительные ресурсы. В кн.: Природа и хозяйственные условия горной части Бостандыка. — Поляков П. П. (1967). Систематика и происхождение сложноцветных. — Попов М. Г. (1927). Основные черты истории развития флоры Средней Азии. Бюлл. САГУ, 15. — Попов М. Г. (1929). Дикие плодовые деревья и кустарники Средней Азии. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., XXII, 3. — Попов М. Г. (1938). Основные периоды формообразования и иммиграций во флоре Средней Азии в век антофитов и реликтовые типы этой флоры. Проблема реликтов во флоре СССР, тезисы совещ., 1. — Попов М. Г. (1940). Опыт монографии рода *Eremostachys* Bge. Новые мемуары МОИП, XIX. — Попов М. Г. (1949). Очерк растительности и флоры Карпат. — Попов М. Г. (1951). Два новых рода из семейства бурачниковых Средней Азии. Бот. матер. Герб. БИН АН СССР, XIVI. — **Попов** М. Г. (1963). Основы флорогенетики. — **Рубцов** Н. И. (1956). Флора Северного Тянь-Шаня и ее географические связи. Тр. Инст. бот. АН КазССР, 3. — **Сидоренко** Г. Т. (1953). Растительность и кормовые ресурсы Кураминского хребта. Тр. Инст. бот. АН ТаджССР, 9. — **Тахтаджян** А. Л. (1937). Ксерофильная растительность скелетных гор Армении. Тр. Арм. ФАН СССР, биолог. сер., 2. — **Федоров** Ан. А. (1942). Альпийские ковры Кавказа и их происхождение. Изв. Арм. ФАН СССР, 9—10 (23—24). — **Федченко** Б. А. (1904). Флора Западного Тянь-Шаня, 1. — **Федченко** Б. А. (1915). Растительность Туркестана. — **Чернева** О. В. (1962). Род *Cousinia* Cass. Флора СССР, XXVII. — **Юзепчук** С. В. (1932). Материалы по изучению каучуконосных представителей рода *Cousinia* Cass. I. Опыт систематики видов рода *Cousinia* Cass. из сродства *C. dolicholepis* Schrenk и *C. decurrens* Rgl. Тр. Инст. каучука и гуттаперчи. — **Юзепчук** С. В. (1936). Новые данные по систематике среднеазиатских видов рода *Cousinia* Cass. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. I, 3.—**Юрцев** Б. А. (1968). Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов северо-востока Сибири. — **Bunge** A. (1865). Übersichtliche Zusammenstellung der Arten der Gattung *Cousinia* Cass. Mém. Acad. Petersb., 7 sér., 9, 2. — **Fedtschenko** B. (1903). Über die Elemente der Flora des West-Tian-Schan. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch., XXI, 6. — **Rehder** A. (1949). Manual of cultivated trees and shrubs. 2-е изд.

Московский государственный университет. (Получено 4 IX 1969).

SUMMARY

The article deals with the character of the endemism in one of the richest part of the montane Middle Asia, the Western Tien-Shan Mts., where the number of endemic plant species attains 365 (13 per cent of the total number of species of the flora of this region).

The geographical distribution of the endemic species is analysed, as well as their distribution among altitudinal belts and the ecologo-edaphic types of habitats. It is shown, that the overwhelming majority of endemic species are restricted precisely to definite types of habitats, about two thirds of all the endemics inhabit the sites characterized by the initial and/or medium stages of rock destruction.

The spectrum of the main life forms of endemics is analysed; its substantial difference from the spectrum of life forms of the flora as a whole is shown.

The general character of the endemism of the Western Tien-Shan Mts. is considered; the present-day dominance of neo-endemics from the polymorphic genera of the Ancient Mediterranean and the Middle-Asian origin is shown with a certain participation of ancient mesophilic relict endemics gravitating to the relict communities. Such a character of endemism is the result of the effect of the orogenesis and of the aridization of the climate on the vegetational cover and of the heterogeneity of the flora.

ТОМ 55 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1970, № 9

УДК 582.632.2 (253) (470.67)

П. Л. Львов

К РАСПРОСТРАНЕНИЮ БУКОВЫХ ЛЕСОВ В ДАГЕСТАНЕ

P. L. LJVOV. ON THE DISTRIBUTION OF BEECH FORESTS IN DAGHESTAN

Основные массивы буковых лесов расположены в предгорьях Дагестана на высоте 700—1500 м. Встречаются они отдельными островками и в высокогорном сланцевом Дагестане на высоте 1700—2330 м. В зависимости от высоты над уровнем моря, рельефа, состава материнских пород и почв распространены как различные виды растений, так и различные ассоциации бучняков. Лишь в предгорном районе выявлены овсяницевые мертвопокровные, подлесниковые, страусоперовые, азалиевые, плющевые, тиссовые, каприфолеевые и лещиновые букняки. Напротив, только в сланцевом Дагестане известны черничные и рододендроновые буковые леса. Ясменниковые, кисличниковые и папоротниковые ассоциации буковых лесов выявлены как в предгорном, так и в высокогорном районах. В то же время буковые леса обоих районов имеют много общего и они между собой генетически связаны. Делается вывод, что букняки высокогорного сланцевого района пережили ледниковую эпоху на месте, а не проникли в Дагестан из Кахетии в послеледниковое время как полагал И. И. Тумаджанов (1940 г.).

На территории горной части Дагестана Б. Ф. Добрынин (1948) выделил следующие геоморфологические районы: Внешний или Предгорный, Внутренний горный и Высокогорный сланцевый. Эти районы как бы ступенчато повышаются от Каспийского моря до вершин большого Кавказского хребта и отличаются друг от друга совокупностью природных условий. Так, например, материнскими породами верхних предгорий (700—1500 м) являются песчаники и известняки, климат здесь умеренно теплый, влажный, осадков — 650—800 мм; во внутреннем горном районе в северо-западной части Дагестана хребты (800—2300 м) сложены известняками («Известняковый Дагестан»), климат умеренно полусухой, осадков выпадает 350—650 мм; в высокогорном районе (1500—3500 м) преобладают метаморфизированные сланцы («Сланцевый Дагестан»), климат холодный и влажный, осадков 800—1000 мм.

Основные массивы буковых лесов в виде полосы расположены в предгорном районе на высоте 700—1500 м. Внизу они сменяются скально-дубовыми лесами, а наверху букняки граничат с парковыми дубравами из *Quercus macranthera* Fisch. et Mey. или с березовыми редколесьями (*Betula litwinowii* Doluch., *B. pendula* Roth), переходящими в послелесные субальпийские луга.

Во внутреннем горном Дагестане вследствие сухости и континентальности климата буковые леса отсутствуют.

Наконец, буковые леса встречаются отдельными участками в верховьях Аварского и Андийского Койсу высокогорного сланцевого Дагестана на высоте 1700—2300 м. Здесь они произрастают в Бежтинской и Шауринской депрессиях среди сосновых и березовых лесов, сменяясь на верхнем пределе своего распространения рододендроновыми березняками или субальпийским разнотравьем.

Таким образом, буковые леса предгорий отделены от букняков высокогорного района широкой полосой известнякового Дагестана, лишенной бука. Все это указывает на то, что буковые леса произрастают в Дагестане в неоднородных экологических условиях, контактируют с различными типами растительности, что и сказывается на их видовом составе, структуре и сложении.

В нижних предгорьях к буку примешиваются *Quercus petraea* Liebl., *Q. robur* L. и *Q. iberica* Stev., *Carpinus caucasica* Grossh., *Fraxinus excelsior* L., *Pyrus caucasica* Fed., *Sorbus torminalis* (L.) Crantz, *Acer campestre* L., *A. laetum* C. A. Mey. *Cornus mas* L., *Corylus avellana* L., *Euonymus latifolius* Mill., *Hedera pastuchowii* Woronow (местами), а в травяном покрове — *Melica picta* C. Koch, *Poa nemoralis* L., *Asperula odorata* L., *Sanicula europaea* L., *Primula woronowii* Losinsk., *Allium paradoxum* (M. B.) G. Don, *Convallaria transcaucasica* Utkin, *Tamus communis* L., *Polygonatum glaberrimum* C. Koch, *Dentaria bulbifera* L., *Viola sylvestris* Lam.

В среднем и верхнем подпоясе (1000—1500 м) в связи с повышением влажности буковые леса достигают наилучшего развития и производительности. В них появляются *Quercus macranthera, Betula pendula*, *Sorbus aucuparia* L., *Acer platanoides* L., *A. trautvetteri* Medw. (Казбековский и Ботлихский районы), *Taxus baccata* L., *Sambacus nigra* L., *Padus racemosa* (Lam.) Gilib., *Salix caprea* L., *Ribes biebersteinii* Berl., *Viburnum lantana* L., *Rhododendron flavum* Don, а в травяной синузии наблюдаются *Paris incompleta* M. B., *Aruncus vulgaris* Raf., *Prenanthes cacaliifolia* (M. B.) Beauverd, *Euphorbia macroceras* Fisch. et Mey., *Milium effusum* L., *Pyrola rotundifolia* L., *Ramischia secunda* (L.) Garcke, *Dryopteris pumila* (Gilib.) V. Krecz., а также виды субальпийских лугов — *Astrantia biebersteinii* Trautv., *Betonica grandiflora* Willd., *Anemone fasciculata* L., *Pyrethrum roseum* (Adams) M. B., *Linum hypericifolium* Salisb. Наконец, в буковых лесах Бежтинской и Шауринской депрессий высокогорного района в качестве примеси обычны *Pinus sosnowskyi* Nacai, *Betula litwinowii, Acer trautvetteri, Carpinus caucasica, Salix caprea, Quercus macranthera,* из кустарников — *Daphne glomerata* Lam., *D. mezereum* L., изредка *Rhododendron caucasicum* Pall. В травяном покрове наряду с *Asperula odorata*, *Salvia glutinosa* L., *Euphorbia macroceras*, *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Valeriana alliariifolia* Adam обычны такие бореальные элементы, как *Vaccinium myrtillus* L., *Oxalis acetosella*, *Ramischia secunda*, а на верхнем пределе леса — представители субальпийского разнотравья.

Таким образом, одни виды встречаются лишь в предгорных бukняках (*Acer laetum*, *Taxus baccata*, *Hedera pastuchowii*. *Primula woronowii*), другие произрастают только в букняках высокогорного сланцевого района (*Rhododendron caucasicum*, *Vaccinium myrtillus*, *Daphne glomerata*, *D. mezereum*); известны также виды, встречающиеся в верхних предгорьях и в высокогорном районе, но отсутствующие в известняковом Дагестане (бук, клен высокогорный, азалия, кисличка). Большинство же видов являются общими как для предгорных, так и для высокогорных буковых лесов.

В зависимости от высоты над уровнем моря, рельефа, состава материнских пород и почв распространены и различные ассоциации букняков. Среди них на водораздельных склонах встречаются так называемые мертвопокровные букняки с толстым слоем листовой подстилки. К лучше освещаемым пологим склонам и гребням приурочены буковые леса с овсяницей горной в травяном покрове, а местами азалиевые букняки. На сильно увлажненных почвах ложбин, уступах в виде террас и т. п. наблюдаются папоротниковые букняки. По берегам рек, на склонах балок и на скалисто-каменистых склонах ущелий сохранились пятна буковых лесов с тиссом в подлеске, а в ущелье р. Дюбек-Чай обнаружена и описана интересная ассоциация букового леса с подлеском из тисса и с покровом из плюща Пастухова.

Одни из ассоциаций широко распространены (ясменниковые, мертвопокровные), другие занимают ограниченные территории (кисличниковые, плющевые, тиссовые). Лишь в предгорном районе выявлены и описаны овсяницевые, мертвопокровные, подлесниковые, черемшовые, страусоперовые, азалиевые, плющевые, тиссовые, каприфолиевые и лещиновые букняки. Напротив, только в Бежтинской и Шауринской депрессиях известны черничные и рододендроновые букняки. Ясменниковые и папоротниковые ассоциации буковых лесов описаны как в предгорном, так и в высокогорном районах.

Итак, наиболее однообразными ассоциациями представлены буковые леса высокогорного Дагестана, где установлены черничные, ясменниковые (кисличные) и папоротниковые группы ассоциаций и изредка рододендроновые букняки (Львов, 1965, 1966; Магомедмирзаев, 1966). Это объясняется орографической обособленностью Бежтинской и Шауринской депрессий и однородностью экологических условий.

Между буковыми лесами высокогорного района и букняками верхних предгорий имеются определенные различия, но у них есть и много общего и несомненно они между собой генетически связаны.

Особый интерес в этом отношении представляют кисличниковые ассоциации буковых лесов (Львов, 1964) и букняки с субальпийским разнотравьем верхних предгорий, в которых произрастают в основном те же виды, что и в буковых лесах Бежтинской депрессии (*Asperula odorata*, *Salvia glutinosa*, *Oxalis acetosella*, *Euphorbia macroceras*, *Aruncus vulgaris*, *Prenanthes cacaliifolia*, *Actaea spicata* L., *Dryopteris filix-mas*, *Epilobium montanum* L., *Anemone fasciculata*, *Astrantia maxima* Pall., *Rubus saxatilis* L., *Paris incompleta*, *Linum hypericifolium*, *Aconitum nasutum* Fisch. ex Reichb., *Polygonatum verticillatum*, *Milium effusum*, *Pyrethrum roseum*).

Буковые леса с *Oxalis acetosella*, *Ramischia secunda*, *Pyrola rotundifolia* и *Dryopteris pumila* описаны впервые нами (Львов, 1964, 1966) в Хивском, Казбековском и Ботлихском районах на высоте 1200—1450 м. Наличие боровых элементов в буковых лесах высокогорного Дагестана свидетельствует, по И. И. Тумаджанову (1940), о том, что бук заселил и продолжает заселять здесь площади, ранее занятые сосняками. Есть основание полагать (в ряде мест в предгорьях еще сохранилась сосна), что бук, граб и береза, поселившись под пологом сосны, вытеснили ее не только в горном, но и в предгорном Дагестане (отсюда двойственный характер травянистого покрова букняков). Верхние предгорья Хивского и Казбековского районов могут быть примером «сниженных альп» в Дагестане (Козо-Полянский, 1931).

Сходство флористического состава букняков высокогорного сланцевого района и буковых лесов верхних предгорий (*Acer trautvetteri*, *Quercus macranthera*, *Betula litwinowii*, *Sorbus aucuparia*, *Padus racemosa*, *Salix caprea*, *Oxalis acetosella*, *Ramischia secunda*, *Pyrola rotundifolia*, а также наличие в горном Дагестане ряда реликтов (*Betula raddeana* Trautv., *Quercus macranthera*, *Taxus baccata*, *Corylus iberica* Witt. et Kem.-Nat., *Rhododendron flavum*, *Cotinus coggygria* Scop.) и ряда травянистых видов сосняков, генетически связанных с широколиственными лесами, указывает на единое их происхождение. Все это наводит на мысль, что букняки Бежтинской и Шауринской депрессий пережили ледниковую эпоху на месте, а не проникли в Дагестан из Кахетии в послеледниковое время, как полагал Тумаджанов (1940). Но и он писал, что «современное распространение в сосновых лесах нагорного Дагестана целого ряда лесных форм, генетически связанных с широколиственными лесами Кавказа, не находит себе иного объяснения, как признание возможности переживания ими здесь ледниковой эпохи». Это тем более вероятно, что ледниковые явления в Горном Дагестане были развиты слабо (Лилиенберг, 1961; Маруашвили, 1962).

В пользу высказанного мнения, видимо, говорит и то, что буковые леса Кахетинозакальского округа, ближе всего расположенные к высокогорному Дагестану, отличаются, по данным Л. Б. Махатадзе и И. Д. Попова (1965), от буковых лесов сланцевого района Дагестана наличием вечнозеленого подлеска *Taxus baccata*, *Vaccinium arctostaphylos* L. и преобладанием мертвопокровных групп типов леса, не встречающихся в верховьях Аварского и Андийского Койсу. В отличие от Закавказья в высокогорном Дагестане бук не образует криволесья, что объясняется благоприятными климатическими условиями Бежтинской и Шауринской котловин, окруженных высокими хребтами.

Изолированное, островное расположение буковых лесов высокогорного района, видимо, объясняется тем, что юго-западная часть Нагорного Дагестана в верхнеплиоценово-четвертичный этап геотектонического развития была поднята горообразовательными процессами на значительную высоту и отделена сильно расчлененным внутренним горным Дагестаном от предгорий. Наличие таких поднятий допускается многими исследователями истории Кавказа (см. Сафронов, 1964).

ЛИТЕРАТУРА

Добрынин Б. Ф. (1948). Физическая география СССР. — Козо-Полянский Б. М. (1931). В стране живых ископаемых. — Лилиенберг Д. А. (1961). Некоторые вопросы геоморфологии, четвертичной геологии и неотектоники Дагестана. В сб.: Материалы Всесоюзного совещания по изучению четвертичного периода, II. — Львов П. Л. (1964). Леса Дагестана. — Львов П. Л. (1965). Лесная и кустарниковая растительность высокогорного Дагестана. Лесная растительность и дендрофлора Северного Кавказа (тезисы докладов конференции). Махачкала. — Львов П. Л. (1966). Буковые леса высокогорного Дагестана. Тезисы докладов 2 научн. сессии. Биолого-почв. секция. Ростов-на-Дону. — Магомедмирзаев М. М. (1966). Геоботанический анализ горных лесов Дагестана. Автореф. диссерт. — Маруашвили Л. Н. (1962). Вопросы палеографии четвертичного периода на Кавказе в свете новейших региональных и общих представлений. В сб.: Материалы совещания по изучению четвертичного периода, II. — Махатадзе Л. Б. и И. Д. Попов. (1965). Типы лесов Закавказья. — Сафронов И. Н. (1964). Основные этапы развития рельефа Северного Кавказа. Изв. Всес. геогр. общ., 5. — Тумаджанов И. И. (1940). Бук и буковые леса в Нагорном Дагестане. Тр. Бот. инст. Груз. ФАН СССР, 7.

Дагестанский государственный
университет,
г. Махачкала.

(Получено 25 IV 1968).

SUMMARY

The main territories covered by beech forests in Daghestan are located in the foothills. The forests are represented by various associations Fageta asperulosa, Fageta saniculosa, Fageta azaleosa, Fageta hederosa, Fageta taxosa. In the high-mountain schist region beech stands occur as small isolated woods and are represented by uniform associations (Fageta myrtillosa, Fageta asperulosa, Fageta filicinosa).

Beech stands in the upper belt in the foothills have much in common with those of the schist regions of Daghestan and they are related genetically.

УДК 582.572.2 (47)582 : 001.4

Е. В. Мордак

ПРОЛЕСКИ СОВЕТСКОГО СОЮЗА

I. МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ И ИХ ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

С 8 рисунками

H. V. MORDAK. SQUILLS INDIGENOUS TO THE SOVIET UNION. I. THE MORPHOLOGO-ANATOMICAL CHARACTERS AND THEIR TAXONOMIC VALUE

Изучены морфолого-анатомические признаки 17 видов р. *Scilla* флоры СССР. Для целей систематики приводятся ранее неиспользовавшиеся отечественными исследователями признаки строения проростков, луковиц, корневой системы, листьев и семян.

Изученные виды распадаются на 2 группы: 1) мелкоцветковые, с 1—2 семезачатками в гнезде завязи и признаками ксероморфизма; 2) крупноцветковые, с многими (около 10) семезачатками в гнезде, мезоморфные.

Виды второй группы морфологически неоднородны. Наряду с хорошо дифференцированными, обособившимися видами имеется комплекс (*S. sibirica*, *S. armena*, *S. caucasica* и *S. otschiauriae*) слабо дифференцированных, морфологически очень сходных видов.

S. nivalis морфологически идентична *S. bifolia*.

Виды рода *Scilla* (сем. *Liliaceae*) флоры СССР относятся к средиземноморскому подроду *Scilla*. В подроде около 50 видов, дифференцированных на 6 секций. На территории Советского Союза, согласно А. А. Гроссгейму (1935),[1] встречаются 17 видов *Scilla*, которые отнесены им к 3 секциям. Секц. *Pluriovulatae* Grossh. содержит наибольшее число видов — 14, секц. *Prospero* (Baker) Grossh. — 2 вида, секц. *Barnardia* (Lindl.) Grossh. — 1 вид.

Основное число видов (13) сосредоточено на Кавказе, из них 3 вида встречаются и на юге европейской части СССР, 3 — в Средней Азии, 1 — на Дальнем Востоке. Это виды, обитающие преимущественно в лесах, на лугах, реже на безлесных сухих горных склонах.

Представители подрода *Scilla* — многолетние луковичные растения. Как и многие другие геофиты, они являются эфемероидами, вегетируя непродолжительное время весной во влажный и прохладный период. Поэтому независимо от их местообитания их относят к мезофитам. Исключение составляют осеннецветущие виды с продолжительным периодом вегетации и признаками ксерофитизма.

Ряд морфолого-анатомических исследований представителей сем. *Liliaceae*, в особенности трибы *Scilleae*, выполнен в целях систематики.

Шульце (Schulze, 1893) и Фухзиг (Fuchsig, 1911) пытались установить, насколько анатомия может служить целям систематики различных групп сем. Лилейных. Шульце на основе изученного им материала сделал следующий вывод: широко распространенное подсем. *Lilioideae* в анатомическом отношении так однообразно, что разграничение триб *Tulipeae* и *Scilleae*, произведенное Энглером на морфологической основе, не подтверждается анатомическими данными. Исследования же Фухзига, проведенные на обширном материале, показали, что разделение обеих триб с анатомической точки зрения обосновано. В этой работе дается подробная анатомическая характеристика вегетативных органов многих *Lilioideae*, в том числе нескольких видов р. *Scilla*.

---

[1] Система А. А. Гроссгейма нуждается в пересмотре, это будет предметом нашей следующей публикации, здесь же она используется без поправок как рабочая схема.

Несколько позже появляются 3 работы французских исследователей. В своей работе Гатэн (Gatin, 1920), на основании данных по анатомии цветка и цветоножки у представителей лилейных, предлагает схему родственных связей подсемейств и триб внутри сем. *Liliaceae*.

Наиболее значительной для систематики Лилейных является работа Шуара (Chouard, 1931) о типах развития вегетативных органов *Scilleae*. Помимо ревизии других представителей трибы *Scilleae* на основе строения луковиц и корней и типах проростков он пересматривает систему подрода *Scilla*.

Галап (Galap, 1933) исследовала содержание крахмала в луковицах *Scilleae*, она полностью подтвердила внутриродовую классификацию р. *Scilla*, предложенную Шуаром.

В настоящее время появился ряд работ, посвященных изучению ритмов развития, морфогенеза и происхождения луковичных геофитов. Мы сошлемся лишь на исследования, непосредственно касающиеся видов р. *Scilla* нашей флоры (Устинова, 1949, 1958; Скрипчинский и Скрипчинский, 1960, 1961, 1965; Артюшенко, 1961, 1963; Горышина, 1965; Смирнова, 1967).

Наша работа предпринята с целью ревизии таксономии и номенклатуры видов *Scilla* флоры СССР на основе всестороннего монографического исследования. Основным для нас был морфолого-географический метод, наряду с которым использовались данные кариологии, палинологии, экологии и биологии.

Материал и методика

Лилейные, как отметил еще монограф семейства Бэкер (Baker, 1871), нельзя удовлетворительно изучить по гербарию. Поэтому исследования проводились нами на массовом живом материале, собранном по возможности в классических местообитаниях и в разных точках ареала видов. Привезенные луковицы высаживались параллельно и в открытый грунт, и в оранжерее. Чтобы избежать «регионального» подхода к пониманию вида, изучение видов нашей флоры проводилось на фоне исследования всего средиземноморского подрода. С этой целью были изучены средиземноморские виды р. *Scilla* из коллекции З. Т. Артюшенко. Дополнительный материал нам прислали из Японии Й. Фукуда (Dr. J. Fukuda), из Англии — С. Б. Бриккел (C. B. Brickell) и Б. Мэтью (B. Mathew). Большую помощь при сборе отечественного материала нам оказали многие советские ботаники. Всем коллегам, оказавшим нам содействие, автор выражает большую признательность. Кроме живых растений мы использовали гербарий ботанических учреждений Ленинграда, Москвы, Киева, Душанбе, Ялты и всех кавказских хранилищ, а также гербарий Женевы, Лондона и Эдинбурга.

Работа выполнена в лаборатории систематики и географии растений Ботанического института АН СССР под руководством проф. Ан. А. Федорова, которому автор признателен за ценные советы и указания.

Результаты исследования

Проросток. Шуар показал, что у видов средиземноморского подрода *Scilla* существуют 2 типа прорастания семян — надземное и подземное (рис. 1). Данные Шуара подтвердила З. Т. Артюшенко (1961). В ее работе дано также описание обоих типов прорастания. Исследованные нами виды имеют один тип прорастания — надземный. Однако строение проростка отличается у представителей разных секций. Так, для секц. *Pluriovulatae* характерны проростки с относительно коротким влагалищем семядольного листа (тип прорастания *S. bifolia* по Шуару), для секц. *Prospero* — проростки с относительно длинным влагалищем (тип прорастания *S. autumnalis* по Шуару).

Луковица. Бэкер (1873), монограф р. *Scilla*, не увидел существенных различий в строении луковиц у разных видов рода. «Все они типичные луковицы туникатного типа», — писал он. А между тем в работах, предшествовавших его монографии, лилейные уже классифицировались по строению луковицы. Так, Кох (Koch, 1849) объединил луковичные лилейные по продолжительности существования луковиц в группы: Bulbus biennis, Bulbus periodicus, Bulbus perennis. К последней группе он отнес род *Scilla* вместе с *Hyacinthus* и *Ornithogalum*. Ирмиш (Irmisch, 1850) дал подробное описание строения луковиц некоторых представителей лилейных, в том числе *S. amoena* L.

Как уже упоминалось ранее, большое значение строению луковицы придавал Шуар в своей системе средиземноморского подрода *Scilla*. Гроссгейм, судя по его обработке р. *Scilla* во «Флоре СССР», не был знаком с этой работой Шуара и потому не использовал признаков строения подземных органов в систематике отечественных видов. Он привел только общие сведения о размерах, форме и окраске луковиц.

На массовом материале форма и размер луковиц (особенно в сочетании с окраской) иногда проявляются как видовые признаки; но в общем это нестойкие признаки, так как они зависят от возраста и условий произрастания луковиц. С возрастом в естественных условиях, а также при культивировании луковицы увеличиваются в размерах и изменяется их форма: от продолговатояйцевидной до широкояйцевидной. Размеры луковиц изученных видов (1) 1.5—2.5 (3.5) × (1) 1.3—2 (3) см.

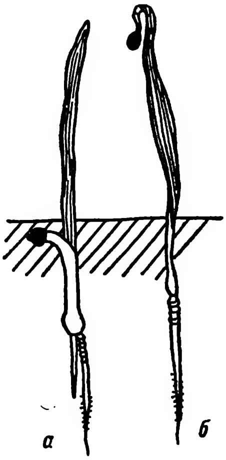


Рис. 1. Два типа прорастания в подроде *Scilla* (по Шуару).

Общий вид проростков: *а* — подземное, *б* — надземное прорастание.

Взрослые луковицы имеют расположенные на донце чешуи 2—4-годичных циклов и почку возобновления (рис. 2). Чешуи по строению однородны. Они полутуникатные, незамкнутые и охватывают одну треть, половину или две трети луковицы. Анализ годичного цикла в период вегетации показывает, что чешуи различаются по своему происхождению. Имеются сочные низовые чешуи (рис. 2, *а*), представляющие собой низовые листья, и сочные листовые чешуи (рис. 2, *б*) — основания надземных ассимилирующих листьев. По окончании вегетации чешуи обоих типов разрастаются, принимают одинаковый вид и функционируют как органы, запасающие питательные вещества (рис. 2, *д*). По мере того как питательные вещества расходуются, чешуи высыхают и превращаются в покровные (рис. 2, *ж*). Обычно их несколько, часть при выкопке луковиц остается в земле. Окраска покровных чешуй может служить диагностическим признаком для отдельных видов. Так, у *S. puschkinioides* луковицы почти голые, с тонкими бесцветными бумажистыми покровными чешуями, у видов родства *Sibiricae* эти чешуи темно-фиолетовые, у *S. hohenackeri* — слегка розовато-желтоватые, перламутровые.

Характер и расположение листовых и низовых чешуй по отношению к цветоносам — важный секционный признак. У ранневесенних видов секц. *Pluriovulatae* листовые чешуи всегда охватывают цветоносы, т. е. предшествуют им (рис. 2, *А*). То же самое мы обнаружили у *S. atropatana* (секц. *Prospero*) и у одного из осеннецветущих видов *S. scilloides*[1]

---

[1] У Гроссгейма (1935) вид фигурирует как *S. japonica*.

(секц. *Barnardia*) по другим признакам близкого к *S. autumnalis*. Низовые чешуи предшествуют листовым.

Иная картина у второго представителя секц. *Prospero* — осеннецветущего вида *S. autumnalis*. При анализе строения осенних луковиц сразу бросается в глаза, что листовые зачатки следуют за цветоносом, а низовые чешуи расположены перед цветоносом (рис. 2, *Б*). В противоположность широким (охватывающим луковицу более чем наполовину объема) листовым чешуям низовые чешуи узкоконические; некоторые из них имеют удлиненные пленчатые концы, выходящие из шейки луковицы, что можно видеть и на гербарных экземплярах (рис. 6). Шуар считал такие образования временными влагалищами, появляющимися в момент выхода цветоноса из луковицы в еще сухой период года и исчезающими с появлением листьев в период осенних дождей.

Настоящие влагалища, выполняющие функции защиты молодого побега от различных повреждений, присущи видам родов *Galanthus*, *Narcissus*, *Crocus*. Верхушка их, охватывающая листья с цветоносом, вытянута в трубку. Такого рода влагалищ в роде *Scilla* нет. То, что Шуар считал временными влагалищами — по-существу переходные формы от низовых чешуй к листовым, у которых пластинка листа недоразвита.

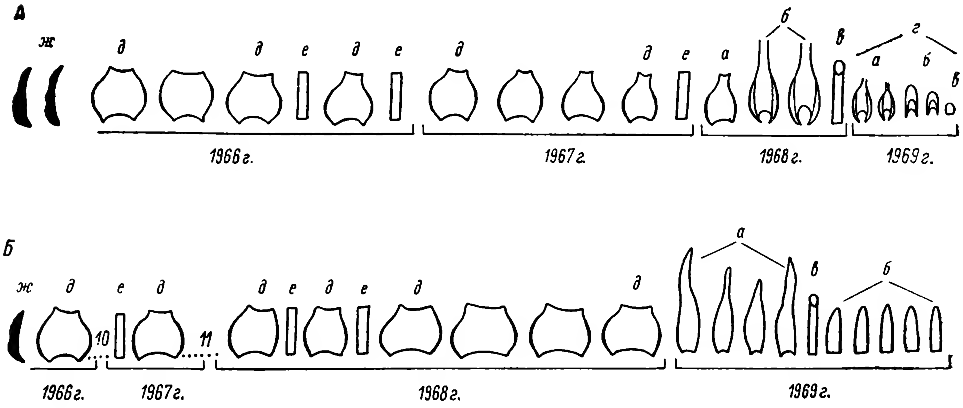


Рис. 2. Строение луковицы.

А — *Scilla rosenii* в период плодоношения, *Б* — *Scilla autumnalis* в период цветения; *а* — низовые чешуи, *б* — листовые чешуи, *в* — цветонос, *г* — почка возобновления, *д* — запасающие чешуи, *в* — остаток цветоноса, *ж* — покровные чешуи. *Цифры* над точками — количество запасающих чешуй.

Анализ многих луковиц подтверждает данные Шуара, что абсолютное число чешуй — признак, варьирующий у разных индивидов вида. Однако мы не можем с ним согласиться в том, что соотношение числа листовых и низовых чешуй является видовым признаком.

Корневая система. У представителей секц. *Pluriovulatae* и у *S. atropatana* (секц. *Prospero*), которые являются весеннецветущими видами, всасывающие корни неветвистые, они появляются на донце луковицы осенью и ежегодно сменяются. В начале лета вместе с отмиранием наземных частей отмирают и корни.

У молодых луковиц ко времени отмирания всасывающих корней начинается образование характерных для геофитов контрактильных (втягивающих) корней. В отличие от многочисленных нежных, тонких всасывающих корешков втягивающих корней обычно мало и лишь очень редко их много (рис. 3, *А*). Эти корни толстые, иногда в диаметре больше молодой луковички, упругие. Они способствуют заглублению молодой луковички, образовавшейся при прорастании семени. По данным Вл. В. Скрипчинского (1964), у *S. sibirica* луковица погружается на глубину 9—10 см. К концу лета втягивающие корни постепенно отмирают и заменяются всасывающими.

Шуар придавал большое значение типу корневой системы. Многолетние ветвистые корни — один из основных признаков секции *Prospero*, куда относится *S. autumnalis*. Точно такой же тип корневой системы мы обнаружили у другого осеннецветущего вида *S. scilloides* (секц. *Barnardia)*.

Столоны. Образование столонов не редкость у лилейных. Они встречаются у видов *Tulipa, Lilium, Muscari*. В известной нам литературе мы не нашли каких-либо указаний на наличие столонов у видов *Scilla*. Поэтому обнаружение столонов у *S. raevskiana* явилось для нас неожиданностью. Этот вид (который, судя по гербарию Ботанического института АН СССР, со времен Е. Регеля не собирался в природе) мы нашли в Дангаринском р-не ТаджССР. На лёссовых холмах, покрытых осочником из *Carex pachystilis*, этот вид встречается в большом количестве. В марте, в период массового цветения растений, лёсс насыщен влагой, что создает благоприятные условия для образования столонов. В аналогичных условиях происходит образование столонов у *Tulipa biebersteiniana* на Ергенях, описанное Г. Высоцким (1915). Но в отличие от столонов тюльпана, выходящих из донца луковицы в направлении почти горизонтальном, у *S. raevskiana* столоны разной длины, несущие на концах луковички, образуются на донце между чешуями и выходят наружу с боков или из шейки луковицы (рис. 3, *Б*).

Лист. Признаки строения листа в роде *Scilla* систематиками мало использовались. Лишь у Бэкера (1873) и Гаека (Hayek, 1933) в ключе для определения видов мы находим экзоморфные признаки.

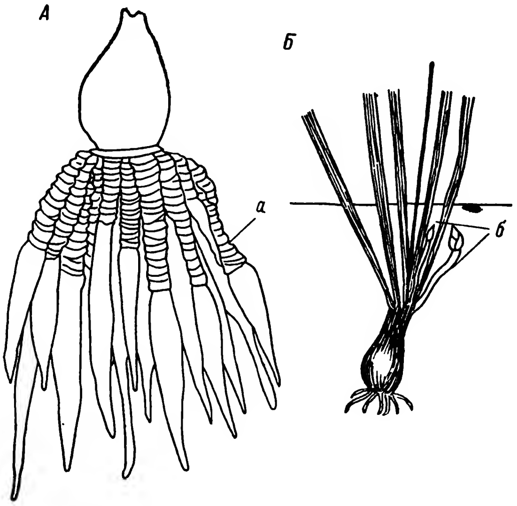


Рис. 3. *Scilla bifolia* (*А*), *S. raevskiana* (*Б*).
а — контрактильные корни, *б* — столоны.

Листья исследованных нами видов образуют выходящий из шейки луковицы приземный пучок, характерный для многих луковичных лилейных и амариллисовых с безлистным цветочным стеблем (Артюшенко, 1963). У большинства весеннецветущих видов листья появляются весной одновременно с цветоносами (в количестве 2—5), но у *S. hohenackeri* — до появления цветоносов или даже осенью (Meikle, 1964); у одного осеннецветущего вида *S. scilloides* листья появляются летом, у другого *S. autumnalis* — осенью, после образования цветков (в количестве 6—12). Листья в почке расположены спирально. У большинства видов они направлены косо вверх, у *S. hohenackeri* — почти сразу полегают, у *S. atropatana* распластанные по земле. Простые листья видов *Scilla*, как и других однодольных, состоят из листового влагалища или листового основания и дистальной пластинки (Имс, 1964). У большинства изученных нами видов основание на 1—2 мм у́же пластинки, сильно желобчатое и сливается с пластинкой. У *S. bifolia* основание, охватывающее цветочный стебель как влагалище, и пластинка ясно разграничены.

Ранневесенние виды секц. *Pluriovulatae*, как мы уже отмечали (Мордак, 1969), имеют нежные, тонкие, довольно широкие листья — (5) 10—25 (32) мм шир.; они зеленого или светло-зеленого цвета, линейные или продолговато-ланцетовидные, желобчатые, с колпачком. Исключение в этой группе составляет *S. raevskiana*, у которой листья узколинейные, 1—3 мм шир. темно-зеленые с белой полоской по желобку.

У осеннецветущих видов *S. autumnalis* и *S. scilloides* и одного ранневесеннего вида *S. atropatana* — представителей двух других секций, листья плотные, грубоватые, темно-зеленые, узко-линейные, 2—3 (7) мм шир., без колпачка. У *S. autumnalis* листья мясистые, у *S. atropatana* имеют сизый налет. Молодые листья *S. scilloides* коричневато-розоватые.

Изученные виды различаются не только экзоморфологией, но и эндоморфологией листа (рис. 4).

Для этих видов характерно изолатеральное строение листа, что отметила для *S. sibirica* Т. К. Горышина (1965) в противоположность Фухзигу, ошибочно считавшему их дорзивентральными. У большинства видов мезофилл дифференцирован на богатую хлорофиллом ассимиляционную ткань и внутреннюю бесхлорофильную. У мезофильных видов, например у *S. hohenackeri* (рис. 4, *А*), ассимиляционный слой ткани состоит из 3—4 рядов изодиаметрических неплотно прилегающих друг к другу клеток. Клетки внутренней бесцветной ткани рано облитерируются, в результате чего все внутреннее пространство листа оказывается занятым полостями со слизями, чередующимися с проводящими пучками. Обкладка пучков из бедных хлорофиллом клеток образует перемычки между верхним и нижним слоями ассимиляционной ткани. У *S. puschkinioides* (рис. 4, *Б*) в отличие от остальных видов часть срединных пучков смещена к нижнему слою ассимиляционной ткани. У видов с признаками ксерофитизма — *S. scilloides, S. autumnalis* и *S. atropatana* (рис. 4, *В, Г,*

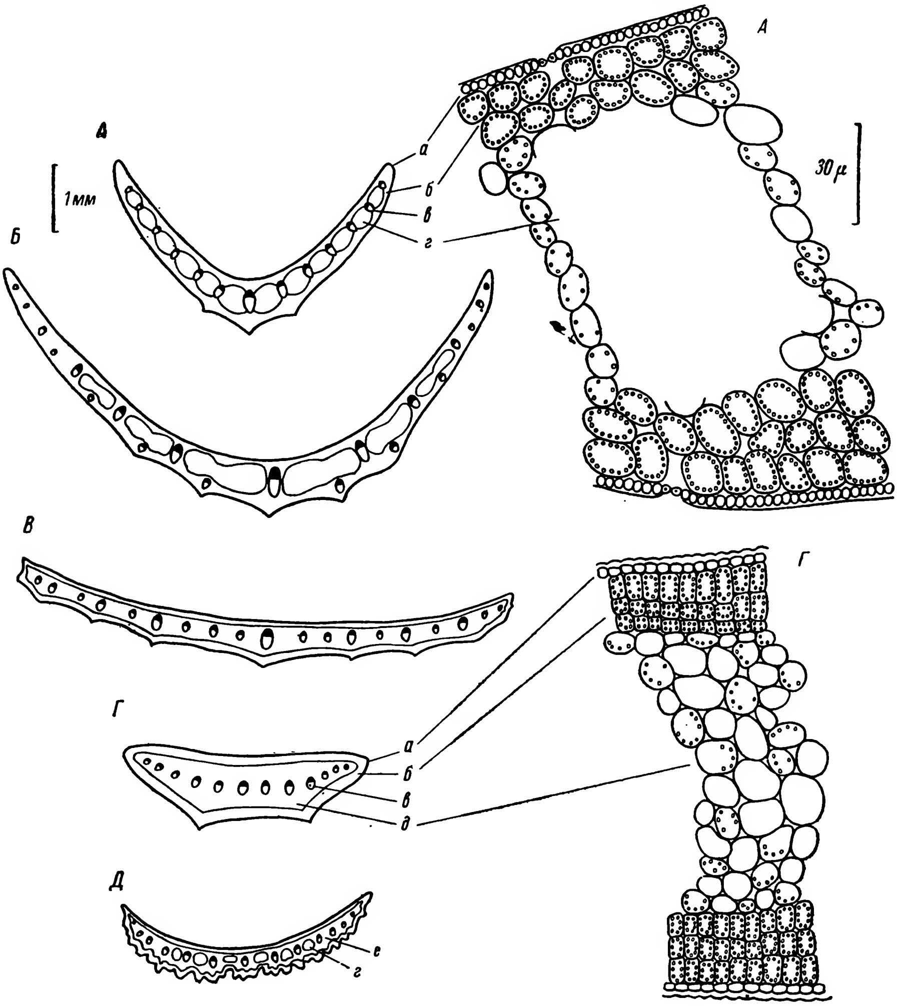


Рис. 4. Анатомическое строение листа.

А — *Scilla hohenackeri*, *Б* — *S. puschkinioides*, *В* — *S. scilloides*, *Г* — *S. autumnalis*, *Д* — *S. atropatana*; *а* — эпидерма, *б* — богатая хлорофиллом ткань, *в* — проводящий пучок, *г* — полость, *д* — бедная хлорофиллом внутренняя ткань, *е* — бесхлорофильная ткань.

Г, Д) — клетки ассимиляционной ткани плотно прилегают друг к другу; они удлиненные, прямоугольные и расположены в 3—4 ряда. У *S. autumnalis* (рис. 4, *Г*) полостей в листе нет, а внутренняя ткань бедна хлорофиллом; у *S. scilloides* (рис. 4, *В*) полости слабо выражены и между

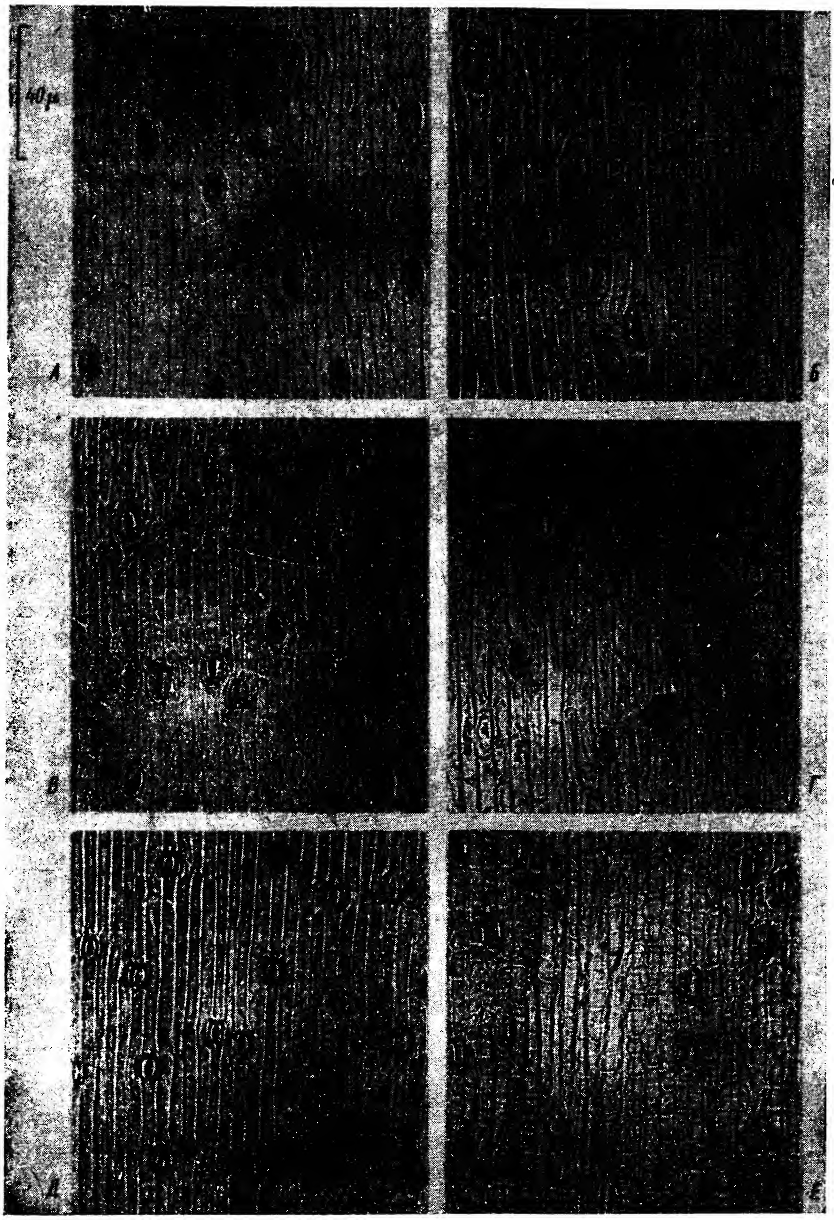


Рис. 5. Эпидерма листа.

А — Scilla mischtschenkoana, Б — S. winogradowii, В — S. puschkinioides, Г — S. scilloides, Д — S. autumnalis, Е — S. atropatana.

пучками находится бедная хлорофиллом ткань; у *S. atropatana* (рис. 4, *Д*) полости более четкие, а нижняя поверхность листа складчатая.

Эпидермис листа большинства изученных видов *Scilla* состоит из прямоугольных или слегка суженных к концам удлиненных клеток, почти одинаковых с обеих сторон листа (рис. 5). Лишь у *S. atropatana* (рис. 5, *Е*) клетки эпидермиса очень короткие. Все исследованные нами виды имеют амфистоматные листья.

Устьичный аппарат, как характерно для представителей сем. *Liliaceae* (Stebbins a. Khush, 1961), состоит из двух замыкающих клеток, побочные клетки отсутствуют. Устьица *S. autumnalis* и *S. atropatana* отличаются по размерам; они меньше, чем у мезофильных видов. У *S. winogradowii* устьица в 1.5—2 раза крупнее устьиц остальных видов.

Большая пластичность вегетативных органов в сравнении с репродуктивными затрудняет использование их признаков в систематике близкородственных видов. Так, виды секции *Pluriovulatae* — *S. sibirica, S. monanthos, S. mischtschenkoana,* входящие в цикл *Sibiricae,* и виды близкого цикла *Rosenianae* — *S. winogradowii* и *S. rosenii* — хорошо различаются по цветкам. Однако эти виды почти не имеют различий в анатомическом и морфологическом строении листьев (кроме *S. winogradowii*, у которой бывают очень широкие листья). Совершенно не отличимы по листьям близкие виды, имеющие одинаковые по строению цветки: *S. sibirica*, *S. armena*, *S. caucasica* и *S. otschiauriae* Mordak (1968) (цикл (*Sibiricae*), *S. bifolia* и *S. nivalis* (цикл *Bifoliae*). Наконец, ряд видов разных циклов — *S. sibirica*, *S. bifolia* и *S. hohenackeri* — различаются по цветкам и морфологии листьев, однако анатомическое строение листьев у них одинаковое. Виды секции *Barnardia* — *S. scilloides* и секции *Prospero* — *S. autumnalis* и *S. atropatana* в отличие от мезофильных видов секции *Pluriovulatae* имеют черты ксерофитизма. Все 3 вида хорошо различаются по морфологии и в меньшей степени — по анатомии листа.

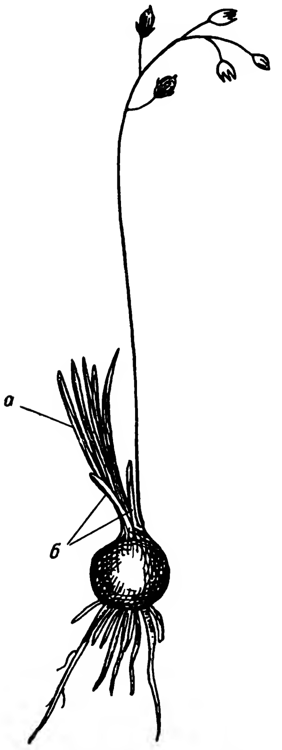


Рис. 6. *Scilla autumnalis.*

а — пучок листьев, б — верхние концы низовых чешуй.

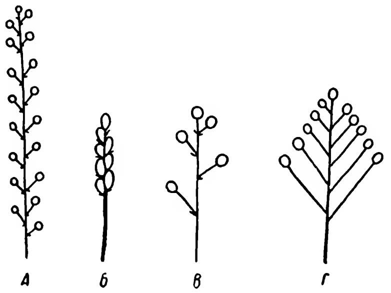


Рис. 7. Форма соцветий.

А — *Scilla scilloides,* Б — *S. puschkinioides,* В — *S. vvedenskyi,* Г — *S. bifolia.*

Цветочная стрелка или цветонос. Безлистный цветочный стебель, характерный для многих лилейных и амариллисовых, закладывается у большинства изученных видов в пазухе внутреннего листа, так что выходит из середины пучка листьев одновременно с листьями. Из одной луковицы может последовательно появиться до 5 стрелок. У *S. autumnalis* стрелка закладывается в пазухе низовой чешуи. Хотя заложение цветочных почек ранневесенних и осенних видов происходит одновременно летом (Скрипчинский и Скрипчинский, 1965), благодаря стремительному развитию цветочная стрелка *S. autumnalis* появляется уже осенью. К этому времени прошлогодние листья уже отмирают, а новые еще не появляются. По мере отцветания стрелки сбоку от нее появляется пучок листьев (рис. 6).

У ранневесенних видов цветонос в сечении сплюснуто-округлый, слабоспиральный, неполый. За эпидермой следует 2—3 ряда хлорофиллоносной паренхимы, затем бесхлорофильная паренхима с четырьмя крупными крестообразно расположенными пучками. На границе с хлорофиллоносной паренхимой радиально расположены мелкие пучки. Механических элементов нет; поэтому при отцветании стрелка полегает. У *S. scilloides* стрелка цилиндрическая, с выступающими жилками, неполая. За эпидермой следует 2—3 ряда хлорофиллоносной паренхимы, затем кольцо из 4—5 рядов одревеснелых клеток и, наконец, бесцветная тонкостенная паренхима. Проводящие пучки в трех кругах, крупные в центре, далее к периферии более мелкие. Стрелка одревесневшая, при плодоношении она не полегает.

Соцветие. Для всего рода *Scilla* характерен один тип соцветия — кисть. По определению А. Л. Тахтаджяна (1964), кисть представляет собой удлиненное моноподиальное соцветие, цветки которого сидят на ножках, выходящих обычно из пазух кроющих листьев. В этом случае верхушечный цветок развивается последним, а цветение происходит в акропетальной последовательности. В зависимости от длины и положения цветоножек у изученных нами видов имеются разные формы кисти (рис. 7). Так, у *S. scilloides* (рис. 7, *А*) кисть многоцветковая (20—60 цв.), компактная, продолговатая (до 20 см дл.), с почти одинаковыми по длине короткими цветоножками. Такого же типа кисть у *S. autumnalis*,[1] но с меньшим количеством цветков (до 20). У *S. puschkinioides* (рис. 7, *Б*) короткие и относительно толстые цветоножки всегда направлены вверх и бутоны прижаты к цветоносу, поэтому создается впечатление колосовидной кисти. Этот признак служит хорошим критерием вида *S. puschkinioides*, который ранее смешивали со *S. vvedenskyi*.[2] У *S. vvedenskyi* (рис. 7, *В*) цветки, наоборот, всегда на длинных тонких отогнутых цветоножках и кисть раскидистая. У *S. bifolia* (рис. 7, *Г*) более компактное соцветие, цветоножки направлены косо вверх, длина их постепенно уменьшается снизу вверх и соцветие имеет в очертании ромбовидную форму. Иногда у этого вида встречаются однобокие, поникающие кисти.

Соцветие у *S. atropatana* отличается от соцветий всех других видов. Цветонос, находящийся между двумя длинными распластанными по земле листьями, очень короткий, так что кисть находится на уровне земли. Гроссгейм (1935) в диагнозе этого вида отметил, что «цветочный стебель двураздельный (bifidus)». В действительности лишь у некоторых экземпляров главная ось кисти искривлена и отходящие от нее изогнутые вверх цветоножки создают впечатление вильчатости.

Количество цветков в соцветии у разных видов различное. Наряду с видами много- и малоцветковыми есть виды одноцветковые. У так называемых одноцветковых видов, *S. rosenii, S. otschiauriae*, и в особенности у *S. armena* и *S. monanthos*, сплошь и рядом имеются двуцветковые и даже иногда трехцветковые экземпляры.

Изменчивость количественных признаков у видов *Scilla* — числа цветков или размеров околоцветника не имеет таксономического значения, если она не связана с качественными признаками строения цветка или плода. Вариации количественных признаков часто зависят от экологических условий. У лесного вида *S. bifolia*, встречающегося в горах на верхней опушке леса, в этих условиях наряду с уменьшением роста растений уменьшается количество и размеры цветков. Это явилось поводом для выделения самостоятельного вида *S. nivalis*. Однако при посадке луковиц в условиях культивирования эти растения увеличиваются в размерах, становятся многоцветковыми и приобретают облик типичной *S. bifolia*. Аналогичная картина наблюдается у другого лесного вида *S. winogradowii*, когда она попадает из леса на пастбища. Вместо мощных широколистных многоцветковых растений возникают одноцветковые мелкие растения, которые в гербарии легко спутать со *S. monanthos*.

---

[1] Имеется в виду распустившаяся кисть, так как вначале она имеет коническую или щитковидную форму, а затем вытягивается.

[2] У Гроссгейма (1935) этот вид фигурирует как *S. bucharica*.

Цветоножки. О цветоножках уже шел разговор в предыдущем разделе. Остается лишь добавить, что у большинства видов секц. *Pluriovulatae* цветоножки прямые. Наклоненные цветоножки, встречающиеся у *S. rosenii*, *S. sibirica* и *S. armena*, как правило, всегда короче и толще прямых цветоножек. *S. sibirica* отличается от *S. caucasica* тем, что у первой всегда наклоненные цветоножки (отсюда и широко распространенный синоним этого вида *S. cernua*), в то время как у *S. caucasica* цветоножки прямые и направлены вверх. Однако у трехцветковых экземпляров *S. sibirica* (в отличие от типичной двуцветковой формы) нижний цветок сидит на прямой цветоножке.

Прицветники. Хотя Гроссгейм и использовал признаки прицветников для характеристики циклов видов, их форма, размеры и даже наличие непостоянны в пределах одного вида. У *S. scilloides* прицветники от еле заметных до узколинейных, 1—2 мм дл., у *S. autumnalis* их вовсе нет. Для видов секц. *Pluriovulatae* характерны прицветники. У *S. bifolia* встречаются одиночные неясно выраженные прицветники или иногда очень крупные (var. *bracteata*) до 1 см дл., чаще же прицветников вообще нет. У видов цикла *Rosenianae* и *Sibiricae* прицветники однотипные, сдвоенные или сросшиеся, обычно окрашенные, 1—2 мм дл., с косо срезанной или неравнозубчатой верхушкой. У *S. monanthos* зубцы бывают длиннее, чем у других видов цикла *Sibiricae*, что создает впечатление более крупных прицветников; на это указывал Гроссгейм (1927). У среднеазиатских видов цикла *Puschkinioides* прицветники окрашенные, зубчатые или с роговидными узкими выростами, направленными вверх и иногда вниз. У *S. hohenackeri* — реликта гирканских лесов, прицветники по сравнению со всеми остальными видами крупные, 5—6 мм дл., в верхней части зубчатые, в нижней с двумя длинными придатками, обычно неокрашенные.

Цветок. Принято считать, что систематика рода *Scilla* строится на признаках цветка. При этом имеются в виду размеры, форма и окраска околоцветника. Околоцветник изученных видов состоит из 6 свободных ланцетовидных долей, имеющих киль снизу и расположенных в 2 круга. У мелкоцветковых видов — *S. scilloides*, *S. autumnalis*, *S. atropatana* — размеры долей 4—5×1—2 мм, у остальных крупноцветковых видов 10—20 (25)×3—5 мм. Как мы уже отмечали в разделе о соцветии, уменьшение размеров околоцветника, наблюдающееся у некоторых видов в субальпийском поясе, не имеет таксономического значения. Форма околоцветника видов *Scilla* определяется как колокольчатая или колесовидная, при этом учитывается степень раскрытия цветка. Так, околоцветник *S. raevskiana* мало раскрыт, у видов цикла *Sibiricae* цветки широко раскрыты, при отцветании широко распростерты, у *S. caucasica*, *S. otschiauriae* и *S. sibirica* иногда попадаются экземпляры с отвороченными назад долями, как у *S. rosenii* и *S. hohenackeri*.

В окраске околоцветника изученных видов преобладают синие и сиреневые тона. Как правило, доли наружного круга околоцветника имеют по килю темноокрашенную полоску. У *S. puschkinipoides* она нитевидная и синяя, у *S. raevskiana* несколько шире и зеленая. У видов цикла *Sibiricae* сравнительно широкие темноокрашенные полоски. В пределах вида окраска околоцветника сильно варьирует. Ее нельзя определить однозначно, как это сделано, например, в английской шкале цветов (Horticultural Colour Chart, 1938) для *S. sibirica* (45) или *S. bifolia* (642).

Даже у хорошо обособленных видов, таких как *S. puschkinioides*, попадаются голубые экземпляры, похожие на *S. vvedenskyi*, а у *S. vvedenskyi* в свою очередь бывают бледноокрашенные формы типа *S. puschkinioides*. У *S. bifolia* имеются все переходы от светло-небесно-голубой через сиренево-синюю до пурпурно-фиолетовой окраски. Виды же близкого родства часто совсем невозможно расчленить по окраске. Так, на Кавказе, где в условиях горного рельефа *S. sibirica* особенно полиморфна, в границы изменчивости ее окраски (от светло-голубой до темно-синей, иногда с примесью фиолетового) укладывается окраска цветков *S. armena, S. otschiauriae, S. caucasica.*

Андроцей изученных видов менее подвержен изменчивости, нежели околоцветник. Тычинки свободные, однорядные, прикреплены к основанию листочков околоцветника, не превышают его по длине. Нити тычинок нитевидные, вверху шиловидные, книзу расширенные. Пыльники качающиеся, прикреплены спинкой, вскрываются интрорзно. У видов секц. *Pluriovulatae* тычиночные нити, как правило, бесцветные, 6—10(15) мм дл. и 1 (2) мм шир., пыльники голубые, синие. У *S. scilloides* и *S. autumnalis* нити тычинок и пыльники розоватые, нити 2—3 мм дл., пыльники 1 мм дл.

Гинецей верхний, синкарпный из 3 плодолистиков. Завязь трехгнездная, округлая, сидячая или на еле заметной ножке, голая, зеленая. Семезачатки анатропные, расположены в 2 ряда, немногочисленные. На стенках сросшихся плодолистиков имеются септальные железки, представляющие собой нектарники. Нектар вытекает через небольшую пору на верхушке завязи и скапливается между основанием завязи и расширенными основаниями тычиночных нитей (Имс, 1964).

Подробнее остановимся на признаке количества семезачатков в гнезде завязи. Бэкер считал, что этот один признак совершенно недостаточен для выделения рода. Гроссгейм (1935) счел возможным выделить по одному этому признаку три секции: секц. *Barnardia* с видом *S. scilloides* (1 семезачаток в гнезде), секц. *Prospero* с двумя видами — *S. autumnalis* и *S. atropatana* (2 семезачатка), секц. *Pluriovulatae* — все остальные виды (4—10 семезачатков). Таким образом, два морфологически различных вида — *S. autumnalis* и *S. atropatana* попали в одну секцию. Хотя третья секция по морфологии кажется удачно выделенной, число семезачатков у видов сильно колеблется и значительно превышает цифры, приводимые Гроссгеймом; у *S. bifolia* мы наблюдали 4—8 семезачатков, у *S. rosenii* — 12—18 (16—26 на плодородной почве в длительной культуре), у *S. sibirica* — (5) 6—16, у *S. armena* — 16—17.

Столбик нитевидный, длиннее завязи, 5—10 мм дл. у видов секц. *Pluriovulatae,* бесцветный или голубой прямой или изогнутый в нижней части.

Рыльце верхушечное, маленькое, как правило не расширенное.

Плод — верхняя синкарпная трехгнездная коробочка, вскрывающаяся дорзивентрально по типу *Lilium.* Н. Н. Каден (1962) разъясняет, что этот тип вскрывания состоит в расщеплении плодолистиков по средней жилке и разделении краев по брюшному шву. Коробочки изученных видов различаются формой и размерами: у мелкоцветковых видов мелкие, 3—5 мм дл., 1—2 семенные обратнояйцевидные коробочки, у крупноцветковых видов крупные, 10 мм дл., многосеменные коробочки, округло-трехгранные или обратнояйцевидные.

Семена. Если количество семезачатков в гнезде завязи не стойкий видовой признак, то строение семян оказалось надежным диагностическим признаком. У мелкоцветковых видов семена без придатков, в очертании вальковатые, сетчатые, блестящие. У *S. atropatana* и *S. autumnalis* размер их 3×1 мм, у *S. scilloides* (рис. 8, *А, Б*) 4×1 мм. У крупноцветковых видов. секц. *Pluriovulatae* лишь 4 вида имеют семена без придатков. У *S. hohenackeri* и *S. vvedenskyi* (рис. 8 *В, Г*) семена округлые, сетчатые, блестящие, 2 мм в диам. У семян *S. hohenackeri* остается черная семеножка. *S. puschkinioides* и *S. raevskiana* имеют продолговато-яйцевидные, морщинистые, блестящие, 3×1.5 мм семена. У всех названных видов семена черного цвета. Большинство видов секц. *Pluriovulatae* (циклы *Bifoliae, Rosenianae, Sibiricae*) имеют округло-яйцевидные сетчатые светло-коричневые семена размером 3×2 мм, у *S. mischtschenkoana* семена шаровидные черные, 2.5 мм в диам. (рис. 8, *Д, Е*). Для всех этих видов характерно наличие присемянника или ариллуса. Гроссгейм же отметил это лишь для цикла *Bifoliae.* Ариллус у мирмекохорных видов р. *Scilla* образован паренхиматическими клетками, богатыми жирным маслом. Такие образования называются масляными тельцами или элайосомами; они охотно поедаются муравьями. Р. Е. Левина (1957) по характеру строения элайосома выделяет 7 типов семян. Виды *Scilla* относятся к типу 2 (Viola odorata-тип по Сернандеру); он характеризуется семенами с хорошо развитым элайосомом, представляющим собой карункулу или строфиоль. У изученных нами видов встречаются обе разновидности ариллуса. Так, у *S. sibirica* имеется строфиоль—разрастание ткани интегумента в виде колышка или пенька в области рубчика или фуникулюса.

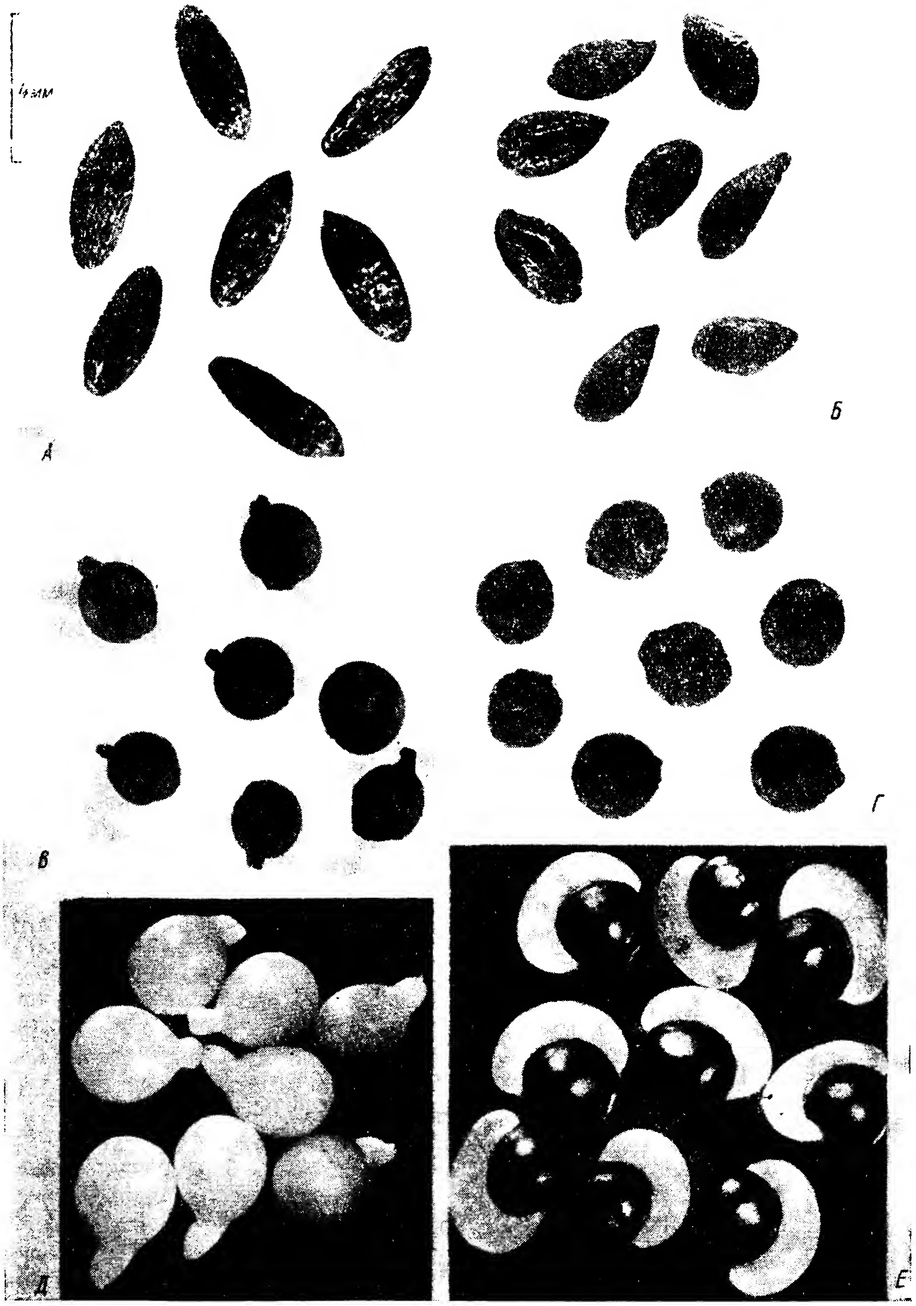


Рис. 8. Семена.

А — *Scilla scilloides*, Б — *S. atropatana*, В — *S. hohenackeri*, Г, — *S. vvedenskyi*, Д — *S. sibirica*, Е — *S. mischtschenkoana*.

То же мы находим и у остальных видов цикла *Sibiricae*, циклов *Rosenianae* и *Bifoliae*. Исключение составляет вид *S. mischtschenkoana* (=*S. tubergeniana*), имеющий карункулу в виде полукольца вокруг семени (Stearn, 1950). Это разрастание ткани интегумента в области микропиле.

Заключение

Изучение основных морфолого-анатомических особенностей и циклов развития отечественных представителей р. *Scilla* дало возможность выявить ряд новых существенных признаков видовых и надвидовых таксонов. Так, по типу прорастания семян подрод *Scilla* не является однородным, однако видам флоры СССР присущ лишь один тип прорастания — надземный.

В последнее время все больше внимания обращается на признаки строения подземных органов (Davis a. Heywood, 1963), особенно у представителей трибы *Scilleae*. На их примере Шуар показал, что строение луковицы и корней — важный секционный признак. У изученных нами видов установлено два типа луковиц и корневой системы, а у *S. raevskiana* Rgl. обнаружены столоны.

Строение листа как секционный признак недооценивалось многими исследователями. Нами установлено 2 типа анатомического строения листьев: с мезоморфными и ксероморфными чертами. Строение эпидермиса является видовым признаком.

Строение цветоножек может быть использовано при разграничении отдельных видов.

В традиционной систематике видов р. *Scilla*, основанной на признаках репродуктивных органов — цветка и плода, совершенно недостаточно использовалось строение семян. Нами установлено, что строение семян является надежным видовым признаком.

На основе вышеизложенного можно сделать ряд некоторых предварительных выводов таксономического порядка.

Изученные виды можно разделить на две группы: 1) мелкоцветковые, с 1—2 семезачатками в гнезде завязи и признаками ксероморфизма, соответствующие двум секциям *Barnardia* (Lindl.) Grossh. и *Prospero* (Baker) Grossh.; 2) крупноцветковые со многими семезачатками в гнезде (около 10), мезоморфные, составляющие секц. *Pluriovulatae* Grossh. Строение подземных органов не полностью соответствует этому разделению. Только *S. autumnalis* имеет совершенно отличное от других видов строение луковицы. У *S. autumnalis* и *S. scilloides* имеются многолетние корни.

Изученные виды неравноценны. Наряду с хорошо дифференцированными обособившимися видами имеется комплекс видов цикла *Sibiricae* (*S. sibirica, S. armena, S. caucasica, S. otschiauriae*) слабо дифференцированных, морфологически очень схожих.

S. nivalis Boiss. морфологически идентична *S. bifolia* L.

ЛИТЕРАТУРА

Артюшенко З. Т. (1961). Развитие луковичных и клубнелуковичных растений в связи с их интродукцией (на примере ранневесенних декоративных растений). В сб.: Морфогенез растений, 2. — Артюшенко З. Т. (1963). Луковичные и клубнелуковичные растения для открытого грунта. — Высоцкий Г. (1915). Ергеня. Культурно-фитологический очерк. Тр. бюро по прикл. бот., 8, 10. — Горышина Т. К. (1965). Анатомическое строение листьев ранневесенних эфемероидов дубового леса. Вестн. ЛГУ, сер. биолог., 3, 1. — Гроссгейм А. А. (1927). Пролески Кавказа. Вестн. Тифл. бот. сада, сер. 2, 3. — Гроссгейм А. А. (1935). Род *Scilla* L. Флора СССР, 4. — Имс А. (1964). Морфология цветковых растений. — Каден Н. Н. (1962). Типы продольного вскрытия плодов. Бот. журн., 47, 4. — Левина Р. Е. (1957). Способы распространения плодов и семян. — Мордак Е. В. (1968). Новый вид рода *Scilla* L. из Восточной Грузии. Новости сист. высш. раст. — Мордак Е. В. (1969). Что такое *Scilla tubergeniana* Hoog? Бот. журн., 54, 11. — Скрипчинский Вл. В. (1964). Развитие некоторых декоративных многолетников Ставропольской флоры от прорастания семян до цветения. В сб.: Матер. по изучению Ставроп. края, 11. — Скрипчинский В. В. и Вл. В. Скрипчинский. (1960). Годичные циклы развития некоторых луковичных и корневищных видов растений Ставропольской флоры. В сб.: Матер. по изучению Ставроп. края, 10. — Скрипчинский В. В. и Вл. В. Скрипчинский. (1961). Влияние пониженной температуры на рост и развитие весеннецветущих растений Северного Кавказа и вопрос об их происхождении. Бот. журн., 46, 7. — Скрипчинский В. В. и Вл. В. Скрипчинский. (1965). Годичные циклы морфогенеза некоторых видов лилейных Ставрополья и их значение для теории онтогенеза. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 1. — Смирнова О. В. (1967). Жизненный цикл сибирской пролески (*Scilla sibirica* Andr.) Биолог. науки, 9. — Тахтаджян А. Л. (1964). Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. — Устинова Е. И. (1949). Ритм развития конуса нарастания в луковицах пролески (*Scilla sibirica* Andr.) в осенне-зимнее время. ДАН СССР, 64, 6. — Устинова Е. И. (1958). О ритме развития цветочных почек у лиственных древесных пород и пролески (*Scilla sibirica).* Бюлл. МОИП, отд. биолог., 6. — Baker J. G. (1871). A Revision of the Genera and Species of Herbaceous Capsular Gamophyllous *Liliaceae.* Journ. Linn. Soc. London (Bot.), 11. — Baker J. G. (1873). Revision of the Genera and Species of *Scilleae* and *Chlorogaleae,* Journ. Linn. Soc. London. (Bot.), 13. — Chouard P. (1931). Types de développement de l'appareil végétatif chez les Scilleés. Ann. Sci. Nat. (Paris), ser. 10, 13. — Davis P. H. a. V. H. Heywood. (1963). Principles of Angiosperm Taxonomy. — Fuchsig H. (1911). Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane des *Lilioideae.* Sitzungsber. Akad. Wiss. (Wien). Abt. 1, 120, 2. — Galap V. (1933). Anatomie systematique sur les bulbes be quelques Scillees (*Liliaceae*). Ann. Sci. Nat. (Paris), ser. 10, 15. — Gatin V. C. (1920). Recherches anatomiques sur la pédoncule et la fleur des Liliacées. Rev. Gen. Bot. (Paris), 32. — Hayek A. (1933). Prodromus Florae Peninsulae Balcanicae, 3. — Horticultural Colour Chart, 1938 — Irmisch T. (1850). Zur Morphologie der monokotyledonischen Knollen-und Zwiebelgewächse. — Koch K. (1849). Beitrage zu einer Flora des Orientes. Linnaea, 22. — Meikle R. D. (1964). *Scilla hohenackeri.* Curtis's Bot. Mag., 175, 2. — Schulze R. (1893). Beitrage zur vergleichende Anatomie der Liliaceen, Haemodoraceen u. s. w. Englers Bot. Jahrb. 17, 2. — Stearn W. T. (1950). *Scilla tubergeniana.* Curtis's Bot. Mag. 167, 1. — Stebbins G. L. a. G. S. Khush. (1961). Variation in the organization of the stomatal complex in the leaf epidermis of monocotyledons and its bearing on their phylogeny. Amer. Journ. Bot., 48, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 29 VIII 1969).

SUMMARY

17 species of the genus *Scilla* in the flora of the USSR were studied. According to A. A. Grossheim they are divided into three sections. For the purposes of taxonomy characters are used relating to the structure of seedlings, bulbs, roots, leaves and seeds. The species studied are divided into two groups: 1) small-flowered, with 1—2 ovules in the loculus of the ovary, with characters of xeromorphism, corresponding to two Grossheim's sections *Barnardia* and *Prospero*; 2) large-flowered, with many (about 10) ovules in the loculus of the ovary, mesomorphic, forming the section *Pluriovulatae.* The structure of underground organs does not fully correspond to both groups. Only *S. autumnalis* has the structure of the bulb entirely differing from the other species. *S. autumnalis* and *S. scilloides* have perennial roots. The species belonging to the section *Pluriovulatae* are morphologically heterogeneous. Alongside of the individual species there is a complex of species — the cycle *Sibiricae* — *S. sibirica, S. armena, S. caucasica* and *S. otschiauriae* differing but slightly from one another and very similar morphologically. *S. nivalis* is identical morphologically to *S. bifolia.*

ТОМ 55 *БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ* *1970, № 9*

УДК 621.385.833.0001.2 : 581.17 : 581.43 : 582.682.3

М. Ф. Данилова и Е. М. Бармичева

ДАННЫЕ ЭЛЕКТРОННОМИКРОСКОПИЧЕСКОГО ИЗУЧЕНИЯ КЛЕТОК РИЗОДЕРМИСА КОРНЯ РЕДИСА *RAPHANUS SATIVUS* L.

(К ПРОБЛЕМЕ ПОГЛОЩЕНИЯ ВЕЩЕСТВ КОРНЕМ)

С 4 таблицами рисунков

M. F. DANILOVA AND E. M. BARMICHEVA.
THE ELECTRON-MICROSCOPIC STUDIES OF RHIZODERMIS CELLS OF THE RADISH (*RAPHANUS SATIVUS* L.) ROOTS (A CONTRIBUTION TO THE SOLUTION OF THE PROBLEM OF ABSORPTION OF SUBSTANCES BY ROOTS)

Сравнительное электронномикроскопическое изучение показывает, что по насыщенности клеток органеллами ризодермис занимает особое место среди других тканей, составляющих первичную кору корня. Особенно характерно для клеток ризодермиса интенсивное развитие эргастоплазмы — системы гранулярного эндоплазматического ретикулума, цистерны которого располагаются в дифференцированных клетках параллельными слоями вдоль клеточных стенок. Хорошо развитые митохондрии равномерно распределены в цитоплазме. Аппарат Гольджи представлен многочисленными диктиосомами, активно функционирующими на протяжении всего периода дифференциации ризодермиса. Сопоставление ультраструктурных характеристик тканей, лежащих на пути тока веществ из наружного раствора в ксилему корня, позволяет выделить ризодермис как наиболее функционально активную ткань, способную, по-видимому, выполнять функции физиологического барьера.

Одну из характерных особенностей корня как органа поглощения веществ составляет приуроченность зоны максимального поглощения к участкам наиболее интенсивного роста и дифференциации тканей. Молодые, едва вышедшие из меристематического состояния и продолжающие развитие участки корней не только обеспечивают себя необходимыми элементами минерального питания, но и выполняют колоссальную работу по снабжению этими элементами всех частей растения. Возникает вопрос, обладают ли ткани, образующие в корне зону поглощения веществ, какими-либо особыми чертами специализации и как эти черты специализации сочетаются с признаками ювенильности, свойственными дифференцирующимся тканям. Разработка этого вопроса составляет одну из задач гистологического изучения корня. И это изучение вскрывает черты специализации, проявляющиеся прежде всего в весьма тонкой и согласованной дифференцировке отдельных клеточных комплексов корня в зоне поглощения веществ.

Анатомами давно уже установлено, что слои клеток паренхимы, лежащие на пути тока веществ в центральный цилиндр корня, различны по своему происхождению, структуре, продолжительности существования, а также по их роли как в морфогенетических процессах, происходящих в корне, так и в процессах поглощения и транспорта веществ. Еще классики анатомии растений высказали мнение о наличии в растении, в частности в корне, так называемых физиологических поясов, т. е. слоев клеток, отличающихся специфической направленностью метаболизма и занимающих обычно пограничное положение между тканями различного функционального значения (Guttenberg, 1943).

В применении к корню это представление в какой-то степени согласуется с идеей о «местах распределения» веществ при их транспорте на дальние расстояния (Ziegler, 1956). По современным представлениям, поступление веществ в проводящие ткани растения, в частности в ксилему корня, по которым они движутся массовым током, связано с механизмами активного транспорта, локализованными в тканях, осуществляющих метаболический контроль над транспортом ионов. «Вопрос о месте метаболического контроля относится к центральной проблеме во всех теориях ионного транспорта из почвы или наружного раствора через живые ткани (эпидермис, кору, эндодерму, перицикл и сосудистую паренхиму) в проводящие пучки — в ксилему корня», — пишет в недавно вышедшей в свет монографии один из видных исследователей проблемы ионного транспорта Люттге (Lüttge, 1969). И эта центральная проблема, по-видимому, еще довольно далека от окончательного решения. Имеющиеся в литературе весьма противоречивые экспериментальные данные лежат в основе различных взглядов на локализацию активного физиологического барьера. Его связывают с эндодермой (Scott a. Priestley, 1928; Crafts a. Broyer, 1938; Arnold, 1952; Fleet, 1961), с ризодермисом (Сабинин, 1949, 1955; Колосов, 1962; Вахмистров, 1967а; Läuchli, 1967), с коровой паренхимой в целом (Arisz, 1956; Lüttge a. Laties, 1966, 1967), с тканями, лежащими между эндодермой и трахеальными элементами стелы, т. е. с перициклом и околососудистой паренхимой (Steward a. Sutciffe, 1959; House a. Findlay, 1966; Hu Ju a. Kramer, 1967; Anderson a. Reilly, 1968) и даже с незрелыми элементами ксилемы (Hylmö, 1953; Anderson a. House, 1967).

Вследствие противоречивости результатов экспериментальных исследований особую ценность приобретает метод электронной микроскопии, позволяющий дать сравнительную цитологическую характеристику всех тканей, которые принимают участие в ионном транспорте.

В данной работе сообщаются некоторые результаты электронномикроскопического изучения ризодермиса корня редиса.

Материал и методика

Материалом для исследования служили корешки двухдневных и трехдневных проростков редиса *Raphanus sativus* L. (сорт «Ледяная сосулька»), выращенных в разбавленном растворе Кноппа.

Кусочки корней по 0.5 см дл. фиксировались в 3%-м растворе глутаральдегида на фосфатном буфере (pH 7.0) в течение 1.5 час. при комнатной температуре. Затем они промывались в 0.05 *M* фосфатном буфере и фиксировались дополнительно в 1%-м растворе OsO_4. Материал заливался в эпон 812 или в аралдит *M*. Срезы приготовлялись с помощью ультратомов Reichert и LKB и контрастировались на сеточках уранилацетатом и цитратом свинца.

Результаты

На табл. I, *1* представлены фрагменты дифференцирующейся клетки ризодермиса. Срез сделан на расстоянии 1.5 мм от кончика корня. Эпидермальный слой здесь еще закрыт чехликом, т. е. по существу находится в стадии протодермы. Однако уже на этой стадии развития ризодермиса начинает выявляться специфика ультраструктуры его клеток. В клетках, фрагменты которых мы видим на табл. 1, отсутствует центральная вакуоль, так как они не вступили еще в фазу растяжения. Вместе с тем состояние клеточных органелл позволяет говорить о далеко продвинувшемся процессе дифференциации. Все органеллы, судя по их морфологии, функционально высоко активны. Мы встречаем на срезах большое число митохондрий с развитой системой крист. Диктиосомы отчленяют многочисленные пузырьки. Эндоплазматический ретикулум находится в гранулярной форме и представляет собой весьма заметный компонент клетки, определяя в значительной степени ее электронномикроскопический облик. Матрикс цитоплазмы характеризуется высокой электронной плотностью. Рибосомы, как прикрепленные к мембранам эндоплазматического ретикулума, так и располагающиеся свободно в гиалоплазме, группируются в комплексы — полисомы, по 7—15 в каждом комплексе. Характерна очень большая густота рибосом в гиалоплазме.

В клетках ризодермиса редиса встречаются в большом числе овальной формы вместилища, ограниченные мембранами эндоплазматического ретикулума с прикрепленными рибосомами. Эти вместилища заполнены тонковолокнистым веществом белковой природы (табл. I, *2*). Подобные структуры описаны в тканях корня редиса впервые Боннетом и Ньюкомом (Bonnett a. Newcomb, 1965). Такие же образования мы наблюдали в ризодермисе белой горчицы *Sinapis alba* (неопубликованные данные), но они не выявлялись в ризодермисе других изучавшихся нами видов, например у томатов и кукурузы. По-видимому, расширенные цистерны гранулярного ретикулума, заполненные белком, характерные для крестоцветных, присущи не всем группам растений (также считают Iversen a. Flood, 1969).

Лейкопласты в дифференцирующихся клетках ризодермиса обладают слабо развитой ламеллярной системой и не отличаются в этом отношении от пластид меристематических клеток. Для них характерно наличие мембранной системы в виде трубочек небольшого диаметра (табл. II), отчетливо связанных по своему происхождению с внутренней оболочкой пластиды (Newcomb, 1967). Только в самых молодых клетках встречаются преимущественно лейкопласты, не содержащие запасных веществ. В остальных клетках ризодермиса пластиды несут включения в виде крахмала и небольших осмиефильных глобул (табл. II).

Следовательно, еще на ранних стадиях развития, т. е. в состоянии протодермы, клетки будущего ризодермиса характеризуются значительной насыщенностью функционально активными органеллами (если судить по их морфологии). Интенсивного развития достигает здесь комплекс рибосомы — эндоплазматический ретикулум, аппарат Гольджи, в большом числе встречаются морфологически хорошо сформированные митохондрии.

Признаки высокой функциональной активности клеточных органелл сохраняются в ризодермисе в процессе всего дальнейшего развития, несмотря на прогрессирующую вакуолизацию, вплоть до зрелого его состояния. На табл. III показаны апикальная и базальная части клетки ризодермиса в зоне корневых волосков. Как и на ранних стадиях дифференциации, бросается в глаза интенсивное развитие эндоплазматического ретикулума, длинные профили которого выстраиваются параллельными слоями вдоль клеточной оболочки. Мембраны эндоплазматического ретикулума ассоциированы с полисомами, образующими довольно плотное «покрытие» почти на всем протяжении ретикулярных цистерн. Агранулярные участки эндоплазматического ретикулума встречаются лишь изредка. Аппарат Гольджи в обычных клетках ризодермиса несколько менее активен, чем в корневых волосках, но все же и в зрелых клетках, не формирующих волосков, мы встречаем довольно много диктиосом, отчленяющих пузырьки большей частью с темным гранулярным содержимым. Митохондрий в дифференцированных клетках ризодермиса довольно много. Они имеют развитую систему крист и электронноплотный тонкозернистый или хлопьевидный матрикс. Встречавшиеся в клетках еще на стадии протодермы расширенные цистерны эндоплазматического ретикулума, заполненные белком, мы находим в клетках ризодермиса также на данной и всех последующих стадиях развития вплоть до завершения в нем дегенеративных изменений, происходящих в связи со старением и отмиранием составляющих его клеток. На этих последних стадиях содержимое расширенных цистерн эндоплазматического ретикулума, как и форма цистерн, претерпевает определенные изменения.

В процессе развития ризодермиса в структуре цитоплазмы составляющих его клеток происходит ряд изменений. В связи с образованием центральной вакуоли изменяется общее расположение органелл; несколько разжижается матрикс цитоплазмы — он становится менее электронноплотным, в особенности в клетках, не развивающих корневых волосков. Необходимо отметить некоторые особенности, свойственные вакуолярной системе клеток ризодермиса. Вакуоли в молодых клетках, как правило, содержат темные хлопьевидные включения (табл. I), в зрелых клетках крупные вакуоли электроннопрозрачны и содержат небольшие малоконтрастные хлопьевидные включения. Тонопласт имеет типичный вид и лишь иногда (очевидно, это артефакт фиксации глутаровым альдегидом), отделяясь от цитоплазмы, образует глубокие складки, вдающиеся в вакуоль или располагающиеся параллельно границе раздела цитоплазмы и вакуоли (табл. III).

Чтобы понять, насколько специфичен субмикроскопический облик ризодермиса, необходимо провести сопоставление ультраструктуры его клеток с ультраструктурой других клеточных комплексов, составляющих корень. Эта работа по корню редиса в полном объеме нами еще не закончена, однако полученные материалы позволяют сделать предварительное заключение об отличительных особенностях различных слоев паренхимы корня в зоне максимального поглощения. Из 3—4 слоев клеток коры, расположенных между эндодермой и ризодермисом, в кончике корня редиса выделяется несколько большей насыщенностью органеллами тот слой клеток, который лежит непосредственно под ризодермисом — субэпидермальный слой. Однако плотность расположения органелл в субэпидермальном слое менее высокая, чем в ризодермисе. Что же касается остальных слоев клеток паренхимы, то в зоне корневых волосков они характеризуются более сильным развитием центральной вакуоли и еще более значительным по сравнению с субэпидермальным слоем уменьшением числа органелл на единицу объема клетки. При этом, в отличие от клеток ризодермиса с более или менее равномерным распределением органелл, в клетках паренхимы наблюдается тенденция к неравномерному их распределению по цитоплазме: клеточные органеллы группируются главным образом вокруг ядра, в то время как в остальной части клетки остается чрезвычайно тонкий слой цитоплазмы, в котором почти не остается места для крупных органелл (табл. IV). Тонопласт на микрофотографиях представлен иногда массивной электронноплотной полосой, возникающей вследствие адсорбции на его поверхности со стороны вакуоли электронноплотных материалов (табл. IV, *1*). Впрочем, такое поведение тонопласта, очевидно, не представляет собой чего-либо специфического, свойственного только клеткам паренхимы. Такой же вид имеет иногда тонопласт и в клетках ризодермиса.

Следовательно, по направлению от ризодермиса к эндодерме наблюдается своеобразный градиент насыщения цитоплазмы структурными элементами: наиболее богата органеллами цитоплазма клеток ризодермиса, а по мере движения к центру корня цитоплазма клеток становится беднее клеточными органеллами. Этот структурный градиент, по-видимому, не распространяется на эндодерму; субмикроскопическое строение ее цитоплазмы имеет свою специфику. Впрочем, по эндодерме редиса в рассматриваемой зоне корня у нас еще недостаточно материала, поэтому здесь мы ее не рассматриваем.

Обсуждение результатов

Несмотря на разногласия исследователей в вопросе о соотношении и локализации механизмов активного и пассивного транспорта в тканях растения, 3 постулата в настоящее время признаются почти всеми: 1) оболочки растительных клеток представляют собой свободное про-

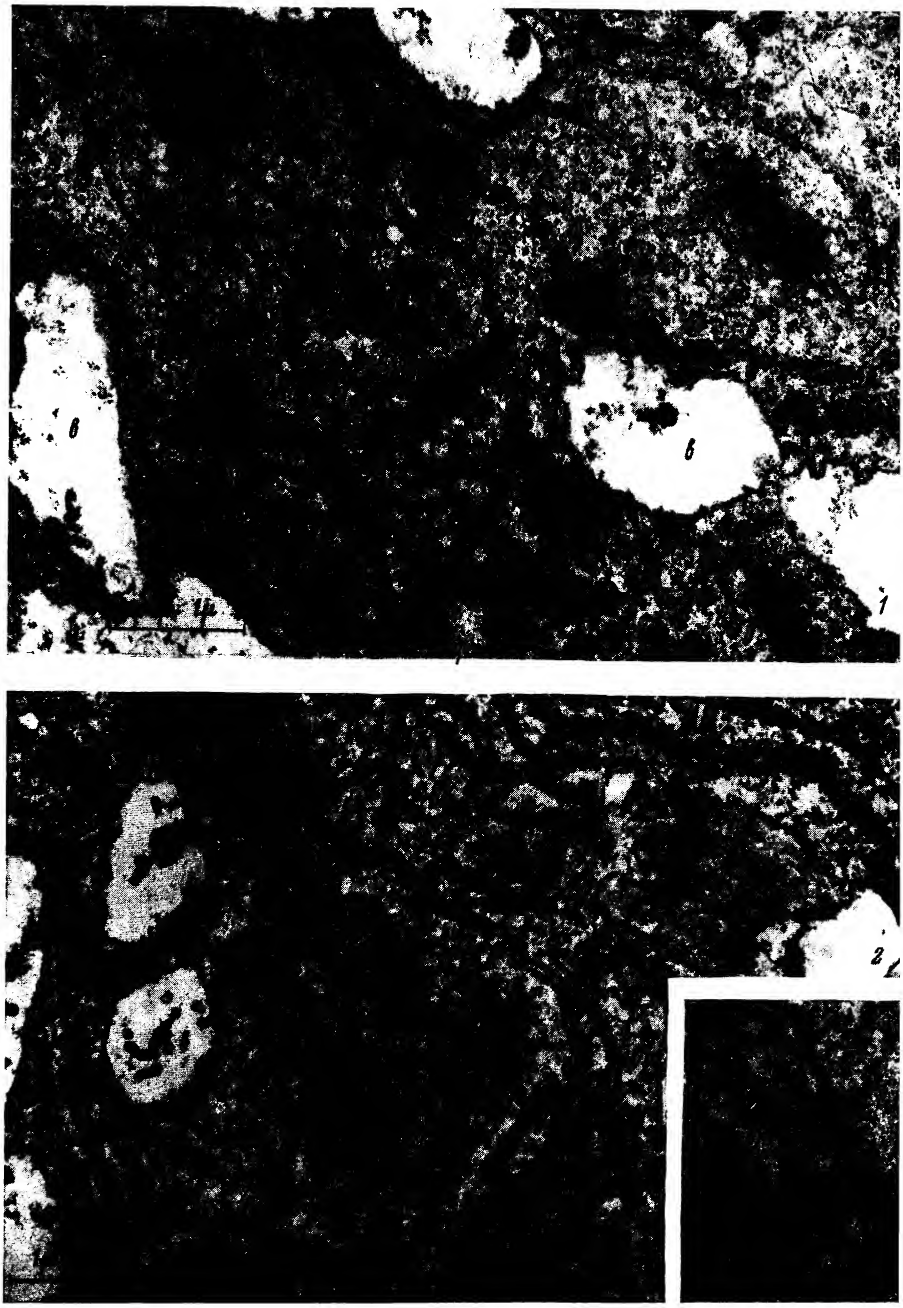


Таблица I.

Фрагменты дифференцирующихся клеток ризодермиса *Raphanus sativus* L. (*1*—
Ризодермис еще закрыт двумя слоями чехлика.

Условные обозначения ко всем таблицам: *ко* — клеточная оболочка, *я* — ядро, *тп* — тонопла
эр — эндоплазматический ретикулум, *рэр* — расширения эндоплазматического ретикулу
м — митохондрия, *д* — диктиосома (аппарат Гольджи), *п* — пластида, *кр* — крахмал в плас
дах, *лк* — липидные включения в цитоплазме, *в* — вакуоль.

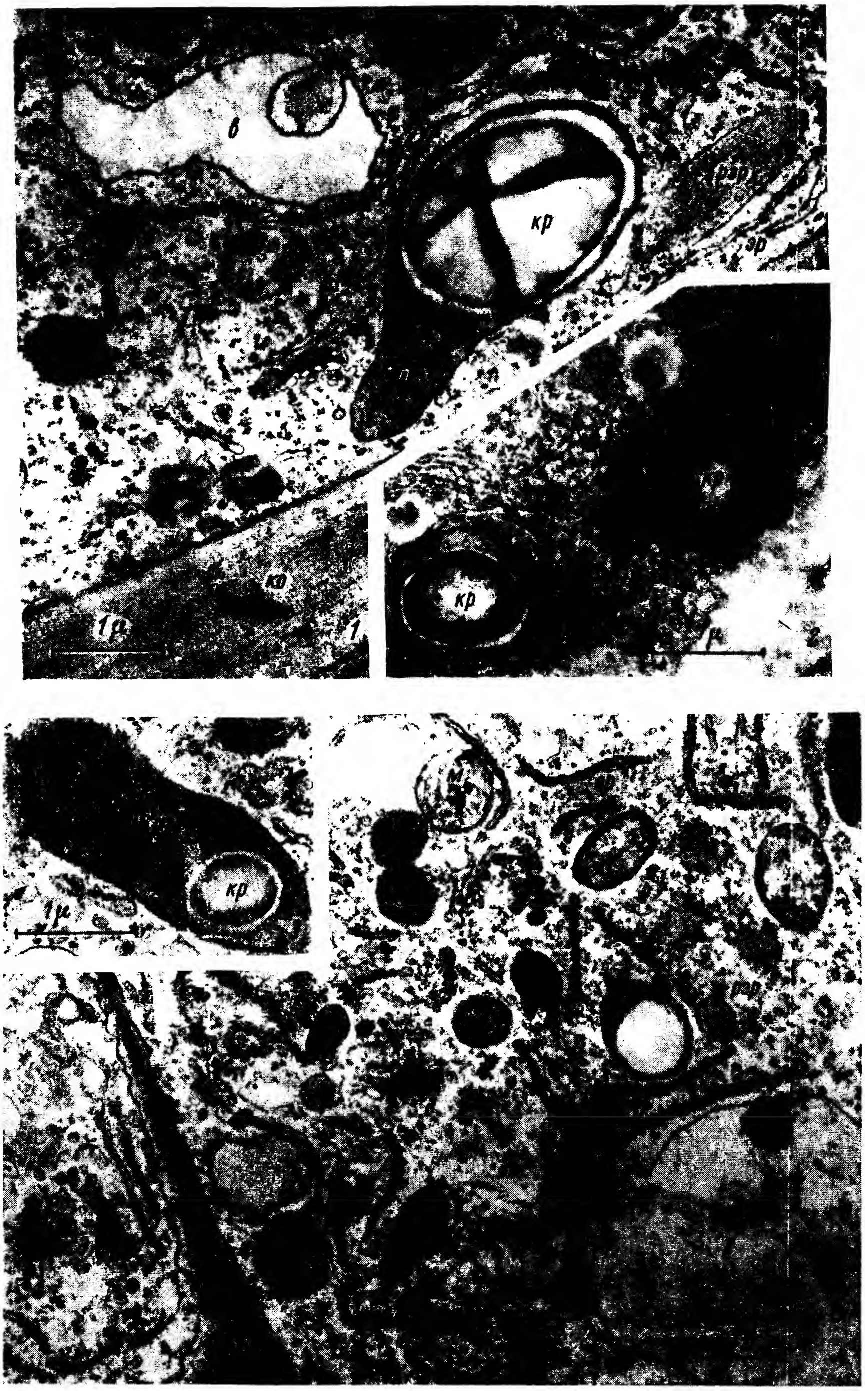


Таблица II.

Пластиды в дифференцирующихся клетках ризодермиса *Raphanus sativus* L. (*1—4*).

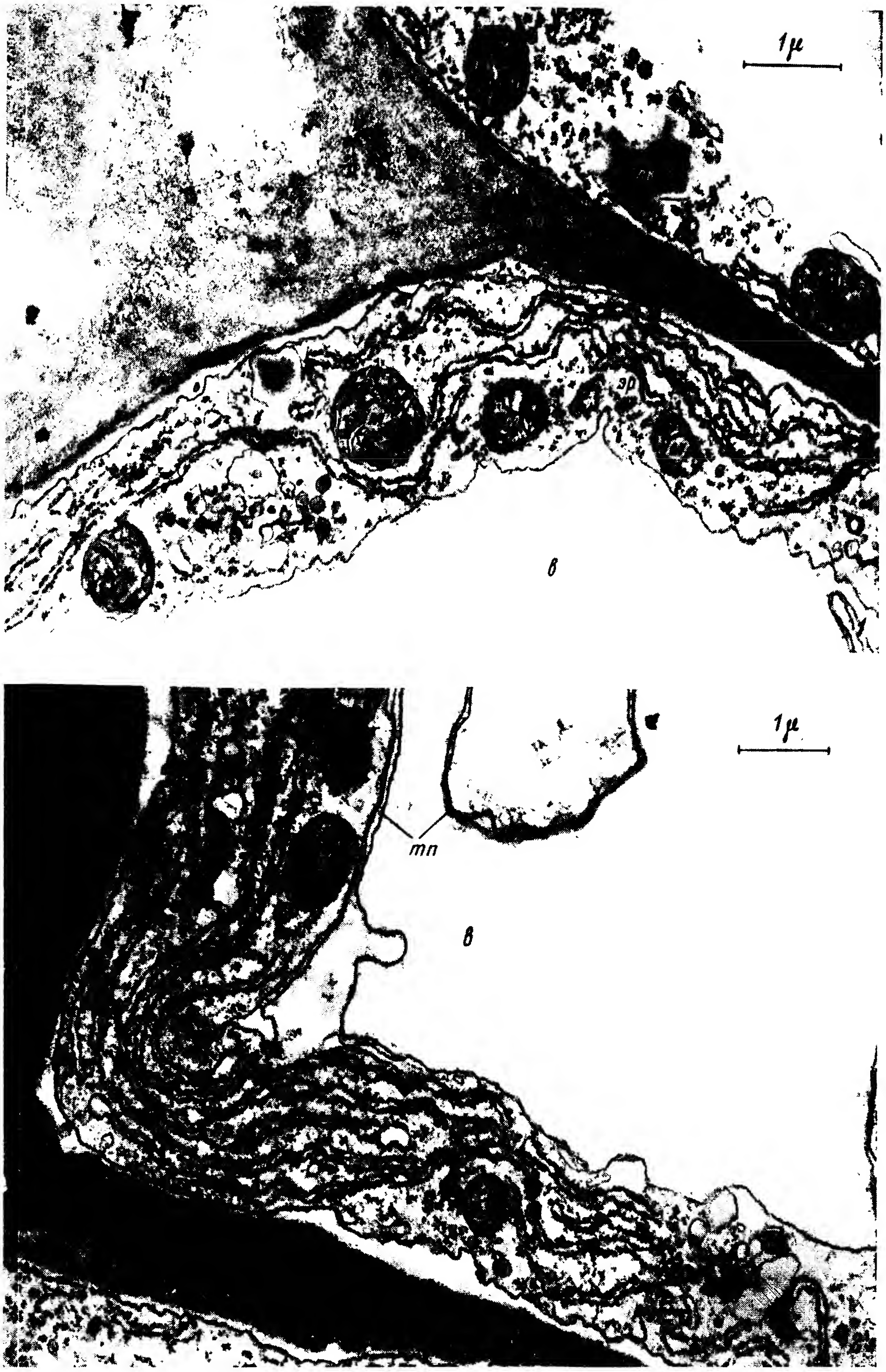


Таблица III.

Фрагменты дифференцированных клеток ризодермиса *Raphanus sativus* L. (середина корня проростка, зона корневых волосков).

1 — апикальная часть клетки, *2* — базальная часть той же клетки.

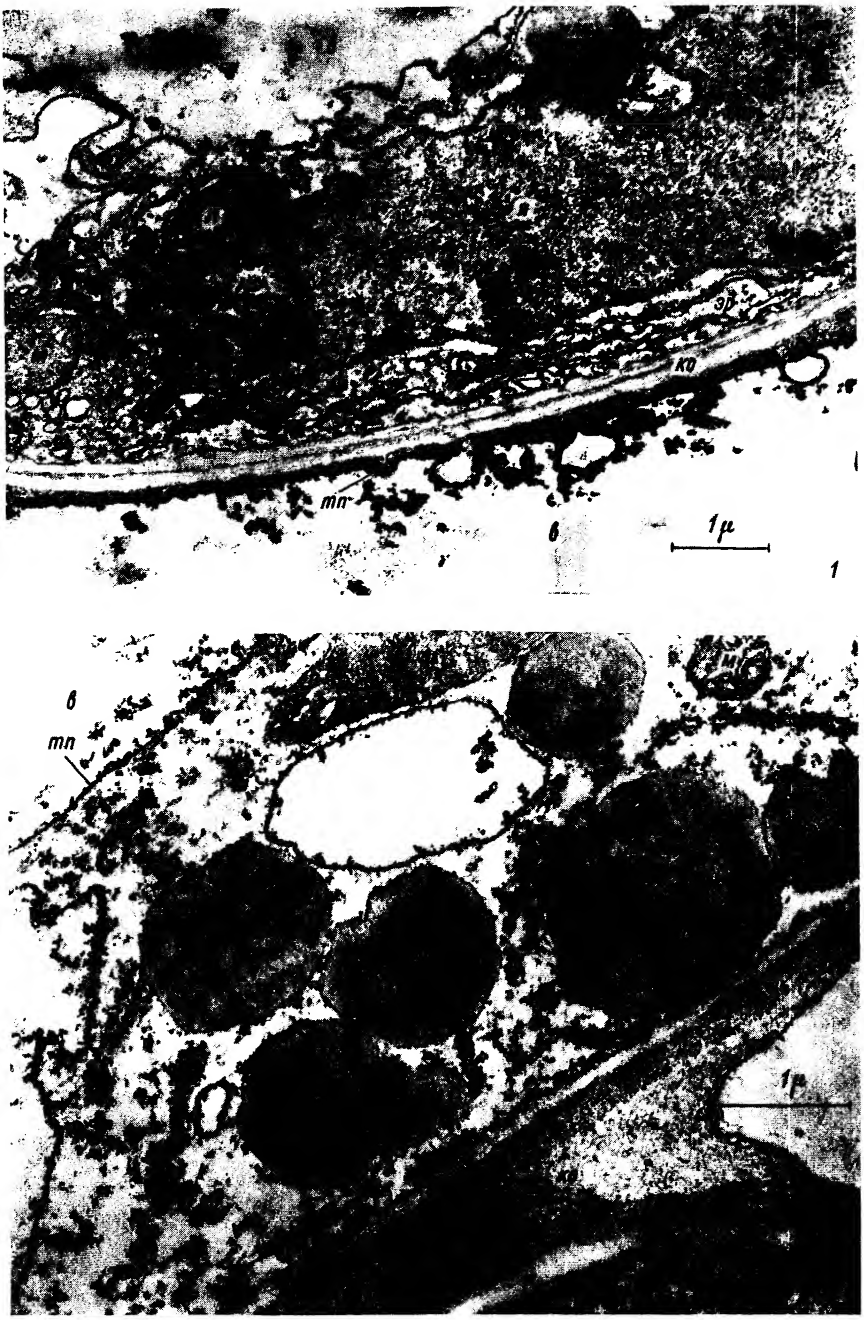


Таблица IV.

Фрагменты клеток коры *Raphanus sativus* L.

1 — клетки коры в зоне развития корневых волосков, *2* — клетка коры в зоне полностью дифференцированных корневых волосков.

странство для движения ионов (Schumacher, 1936; Strugger, 1949: Gaff и др., 1964; Вахмистров, 1967б; Саляев, 1969); 2) поступление ионов в цитоплазму клетки через плазматическую мембрану (во всяком случае при обычных для почвенных растворов низких концентрациях в наружной среде) осуществляется активным путем (Etherton, 1963; Arisz, 1964; Pitman, 1965; Lüttge a. Laties, 1966, 1967); 3) одним из необходимых условий для симпластического транспорта ионов является их первичная аккумуляция во внутреннем пространстве клетки (Crafts a. Broyer, 1938; Сабинин, 1955; Arisz, 1956; Helder, 1964; Lüttge, 1969).

Как показывают многочисленные эксперименты, проводимые на разных тканях, эти положения относятся не только к тканям корня, но и ко всем комплексам растительных клеток. Каждая растительная клетка, обладающая живым протопластом, способна избирательно поглощать ионы из растворов, движущихся в свободном пространстве, концентрировать их в цитоплазме, транспортировать по симпласту в соседние клетки, откладывать про запас в виде лабильно связанных соединений или использовать их в своем метаболизме. Однако, имея дело с системами тканей, например при рассмотрении проблемы поглощения и транспорта веществ в корне, мы убеждаемся, что клетки различных тканей и разные клетки одной и той же ткани неравноценны в отношении выполнения всех этих функций. Это различие может быть связано с расположением тех или иных тканей по отношению к источнику питания и местам потребления, с функциональной специализацией самих тканей и т. д. И в любом случае оно не может не найти отражения во внутренней структуре составляющих ткань клеток.

Коровая паренхима, если следовать теории симпластического транспорта Крафтса—Бройера—Аризца, является, по выражению Люттге, тканью, концентрирующей ионы, т. е. она осуществляет метаболическое поглощение ионов из свободного пространства клеточных оболочек и направляет их в симпласт. Однако, по некоторым данным, в системе тканей коровой паренхимы корня наружный слой клеток — ризодермис — обнаруживает неизмеримо более высокую активность в этом процессе концентрирования ионов, чем остальная паренхима. Д. А. Сабинин, а затем И. И. Колосов, разрабатывая представление об адсорбции ионов из наружной среды как начальном этапе их поглощения корнем, придавали большое значение поверхностному слою клеток. По их мнению, в поверхностном слое осуществляется этот начальный этап транспорта веществ, а также последующий этап — вовлечение ионов в метаболические процессы, происходящие в цитоплазме клеток эпидермиса и коровой паренхимы.

Проводя авторадиографические исследования, Люттге с сотрудниками (Weigl a. Lüttge, 1962; Lüttge u. Weigl, 1964; Lüttge, 1964; Kirchbaum, Lüttge u. Veigl, 1967) наблюдали значительное концентрирование маркеров в корневых волосках и в эпидермисе корня; это также свидетельствует о преимущественном значении ризодермиса в осуществлении начального этапа поглощения веществ. Правда, Люттге отмечает (1969), что разрешающая способность метода не позволяет в данном случае различить, в каких компонентах клетки аккумулируется метка. Он склонен считать, что концентрация меченых ионов в клетках эпидермиса и корневых волосков свидетельствует о высокой интенсивности процесса адсорбции ионов в свободном пространстве, представляющего предварительное условие заключительного метаболического поглощения ионов.

Лёйхли (Läuchli, 1967), исследовав с помощью рентгеновского микрозонда распределение K, Ca, Sr и P в вегетативных органах *Zea mays*, обнаружил значительную аккумуляцию ионов в ризодермисе корня, особенно в корневых волосках. Он заключает, что ризодермис является физиологическим барьером для поступающих ионов.

Д. Б. Вахмистров (1967) на основании своих экспериментов пришел к выводу, что активное поглощение ионов осуществляется в корне главным образом (если не исключительно) клетками эпидермиса непосредственно из наружного раствора. Свободное пространство, приуроченное к клеточным стенкам и межклетникам, в коровой части корня представляет собой, по мнению Вахмистрова, «балластный объем»; поглощение ионов из свободного пространства клетками коры если и происходит, имеет подчиненное значение и не играет существенной роли в общем процессе солевого питания растения.

Итак, все исследователи, занимающиеся изучением сравнительной роли отдельных тканей корня в аккумуляции ионов, приходят к выводу об особом значении эпидермиса корня в этом процессе. Однако одни авторы сводят функцию эпидермиса к первичной адсорбции ионов и концентрированию их в свободном пространстве, другие же рассматривают эпидермис как физиологический барьер, где осуществляется метаболический контроль над поступлением ионов.

В связи с этим мы предприняли попытку выяснить, может ли электронномикроскопическое изучение ризодермиса дать какое-либо обоснование представлению об этой ткани как о месте метаболического контроля над транспортом ионов в корне.

В последние годы проблема поступления веществ в растительную клетку интенсивно разрабатывается и, вероятно, мы уже близки к разрешению многих принципиальных вопросов. Во всяком случае такой оптимистической точки зрения придерживается последний обозреватель проблемы и видный ее исследователь Ульрих Люттге. Однако пока основные механизмы ионного транспорта на короткие расстояния еще находятся в области гипотез, поэтому данные об ультраструктуре могут использоваться лишь как показатели общего функционального состояния клетки без попытки поставить их в прямую связь с какими-либо конкретными звеньями транспорта. Как указывает Люттге, при передвижении веществ по растительным тканям в «местах их распределения» контроль может осуществляться непосредственно через энергетический обмен веществ. При этом передвижение веществ не только зависит от хода реакций обмена, но оказывает обратное влияние на обменные процессы. Иными словами, все физиологические процессы в клетке прямо или косвенно связаны с транспортом веществ. Это вместе с тем означает, что в тканях, осуществляющих метаболический контроль над транспортом ионов, следует ожидать более высокого уровня функциональной активности, о чем в какой-то степени можно судить и по состоянию клеточных органелл. Эпидермис корня может представить в этом отношении особый интерес.

Из всех тканевых образований корня покровная ткань-ризодермис наиболее специализирована в отношении поглощения веществ. Можно сказать, что это — единственная ткань в корне, все эфемерное существование которой связано с функциями поглощения и транспорта.

На том незначительном по протяженности участке корня, где функция поглощения веществ из наружного раствора выполняется с максимальной интенсивностью, ризодермис успевает пройти все стадии развития — от первых этапов дифференциации из клеток протодермы до полной утраты жизнедеятельности. Сочетание максимальной активности в поглощении веществ с процессами роста и дифференциации, характерное, как мы уже говорили выше, для всего этого участка корня, в полной мере свойственно и ризодермису. Но все это еще раз подчеркивает правильность представления о взаимообусловленности транспорта веществ и всей совокупности обменных процессов в клетке.

О том, что ризодермис должен играть особую роль в поглощении веществ, говорит прежде всего положение этой ткани, образующей наружный слой клеток, непосредственно соприкасающийся с почвой или питательным раствором. Нет необходимости доказывать, что по меньшей мере в осуществлении первого этапа поглощения веществ из почвы — концентрирования их в свободном пространстве оболочек — ризодермису принадлежит ведущая роль. По современным представлениям, роль клеточной оболочки в поглощении ионов довольно велика. Благодаря своим адсорбционным свойствам клеточная оболочка осуществляет «первичный акт концентрирования веществ» и служит своеобразным ионообменным резервуаром клетки (Саляев, 1969). И это в первую очередь, по-видимому, следует отнести к оболочкам клеток эпидермиса, в особенности к наружным их стенкам, через которые проходит вся масса веществ, поглощаемых корнем. То, что нам известно о структуре и химическом составе этих стенок, свидетельствует о приспособленности их к выполнению данных функций. Ионообменные свойства оболочек растительных клеток связаны прежде всего с наличием в их составе полигалактуронидов, входящих в аморфный матрикс оболочки. В стенках клеток эпидермиса корня пектиновые вещества и гемицеллюлозы составляют аморфный компонент оболочки и располагаются преимущественно в наружных ее слоях (Cormack, 1949, 1962; Dawes a. Bowler, 1959; Wardrop, 1959; Belford a. Preston, 1961).

Весьма интенсивное отложение вещества оболочки происходит одновременно с ростом корневых волосков и дифференциацией клеток ризодермиса в условиях активного функционирования этой ткани как поглощающего слоя. Некоторые наблюдавшиеся нами и другими исследователями особенности ультраструктуры протопласта в клетках ризодермиса могут быть связаны одновременно как с построением вещества клеточной оболочки, так и с функцией поглощения. В частности, это относится к чрезвычайно развитой системе диктиосом (аппарата Гольджи) в этих клетках. В работах, посвященных изучению ультраструктуры корневых волосков редиса в связи с их ростом, Боннет и Ньюком (Bonnet a. Newcomb, 1966, и др.) делают заключение, что разнообразие и обилие органелл, характеризующих молодые корневые волоски, — показатель активного участия этих органелл в процессах роста волоска. В особенности показательно в этом отношении, как считают авторы, наличие градиента в распределении органелл от верхушки волоска к его основанию — в полном соответствии с характером роста волоска (рост верхушкой). Наличие в развивающихся волосках таких органелл, как диктиосомы, окаймленные пузырьки и другие, также рассматривается исследователями (Sievers, 1963) в связи с их участием во внутриклеточном синтезе и транспорте веществ, включающихся в клеточную оболочку.

Поддерживая в целом такую интерпретацию данных об ультраструктуре, мы вместе с тем считаем, что она может быть несколько расширена за счет указания на связь структуры цитоплазмы в дифференцирующихся и зрелых клетках ризодермиса корня с его функциями как активного поглощающего слоя. Здесь прежде всего необходимо отметить, что разнообразие клеточных органелл и насыщенность ими клеток характерны не только для молодых волосков, но и для дифференцирующихся клеток эпидермиса, не развивающих корневых волосков. Эти клетки отличаются совершенно иным характером роста, поэтому насыщенность их органеллами не может быть объяснена только их участием в активных ростовых процессах. Это заключение тем более справедливо, что значительная насыщенность органеллами сохраняется и в зрелых, закончивших рост клетках эпиблемы.

Выше, при изложении материалов электронномикроскопического изучения тканей в корне редиса, мы указывали, что сравнительный морфологический анализ субмикроскопического облика цитоплазмы клеток различных тканей приводит к заключению о наличии градиента в развитии цитоплазматических структур в клетках — от ризодермиса до эндодермы корня; по мере продвижения в глубь корня наблюдается постепенное обеднение клеток коровой паренхимы такими важными органеллами, определяющими функциональную активность клетки, как эндоплазматический ретикулум, рибосомы, митохондрии и диктиосомы.

Ризодермис выделяется среди других тканей исключительно хорошо развитой системой гранулярного эндоплазматического ретикулума. В его клетках в изобилии присутствуют рибосомы в виде комплексов-полисом как в ассоциации с мембранами эндоплазматического ретикулума, так и в свободном виде — в матриксе цитоплазмы. В большом числе представлены здесь также и митохондрии — хорошо сформированные, с развитой системой крист, с плотным матриксом. В дифференцирующихся клетках, как уже упоминалось, интенсивного развития достигает аппарат Гольджи. По насыщенности органеллами клетка ризодермиса безусловно занимает особое место среди других паренхимных клеток коры корня. Особенно примечательным является развитие в ней эргастоплазмы — гранулярного эндоплазматического ретикулума, рассматриваемого обычно как система синтеза и транспорта белковых молекул. Следовательно, высокая метаболическая активность ризодермиса не подлежит сомнению и субмикроскопическое строение слагающих его клеток позволяет выделить его из системы других тканей коры корня как наиболее функционально активную ткань.

Исходя из изложенной выше точки зрения о взаимообусловленности транспорта ионов и метаболизма клетки, мы не можем не связать ультраструктуру ризодермиса с основной функцией этой ткани — поглощением веществ из почвы. И если оболочкам клеток корневого эпидермиса принадлежит важная роль в ионообменной адсорбции и первичном концентрировании ионов в свободном пространстве, то протопласты этих клеток, по всей вероятности, вполне способны выполнять функции физиологического барьера, избирательно поглощая ионы из свободного пространства и вовлекая их в обменные процессы клетки. Вполне возможно, что бóльшая часть ионов, поступающая в симпласт, проходит сначала «метаболический контроль» в ризодермисе. Во всяком случае активное состояние клеточных органелл и насыщенность ими клеток ризодермиса допускают такую возможность.

Однако данные субмикроскопической морфологии, как нам представляется, предостерегают от абсолютизации этой «контролирующей» функции ризодермиса. Мы указывали выше на существование структурного градиента в слоях первичной коры корня: насыщенность клеток хорошо развитыми органеллами уменьшается по мере продвижения в глубь коровой части корня. Но это уменьшение нельзя считать очень резким, особенно если сравнивать 2 первых слоя: переход от эпидермиса к субэпидермальному слою довольно плавный. Это, видимо, означает снижение метаболической активности клеток коры по сравнению с ризодермисом и вместе с тем уменьшение роли этих слоев клеток в осуществлении метаболического контроля над транспортом ионов, но вряд ли дает основание приписать выполнение этой функции только эпидермальным клеткам. В связи с этим, говоря о ризодермисе как о возможном физиологическом барьере, мы не склонны придавать ему абсолютного значения.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев А. Е. (1968). О так называемых «окаймленных» пузырьках — новых структурных компонентах животных и растительных клеток. Цитология, 10, 10. — Вахмистров Д. Б. (1967а). К вопросу о функции свободного пространства корней растений. Сравнительное изучение поглотительной способности эпидермальных и коровых клеток корней ячменя. Физиолог. раст., 14, 1. — Вахмистров Д. Б. (1967б). К вопросу о локализации свободного пространства корней ячменя. Физиолог. раст., 14, 3. — Колосов И. И. (1962). Поглотительная деятельность корневых систем растений. — Сабинин Д. А. (1949). О значении корневой системы в жизнедеятельности растений. — Сабинин Д. А. (1955). Физиологические основы питания растений. — Саляев Р. К. (1969). Поглощение веществ растительной клеткой. — Anderson W. P. a. C. R. House. (1967). A correlation between structure and function in the root of *Zea mays*. Journ. Exper. Bot., 18, 56. — Anderson W. P. a. E. J. Reilly. (1968). A study of the exudation of excised maize roots after removal of the epidermis and outer cortex. Journ. Exper. Bot., 19, 58. — Arisz W. H. (1956). Significance of the symplasm theory for transport across the root. Protoplasma, 46, 1. — Arisz W. H. (1964). Influx and efflux of electrolytes. Acta Bot. Neerl., 13, 1. — Arnold A. (1952). Über den Functionsmechanismus der Endodermiszellen der Wurzeln. Protoplasma, 41, 2. — Belford D. S. a. R. D. Preston. (1961). The structure and growth of root hairs. Journ. Exper. Bot., 12, 34. — Bonnett H. T. Jr. a. E. H. Newcomb. (1965). Polyribosomes and cisterna accumulation in root cells of radich. Journ. Cell Biol., 27, 2. — Bonnett H. T. Jr. a. E. H. Newcomb. (1966). Coated vesicles and other cytoplasmic components of growing root hairs of radish. Protoplasma, 62, 1. — Cormack R. G. H. (1949). The development of root hairs in Angiosperms. Bot. Rev., 15, 5. — Cormack R. G. H. (1962). Development of root hairs in Angiosperms. Bot. Rev., 28, 4. — Crafts A. S. a. T. C. Broyer. (1938). Migration of salts and water into xylem of the roots of higher plants. Amer. Journ. Bot., 27, 7. — Dawes C. J. a. E. Bowler. (1959). Light and electron microscope studies of the cell wall structure of the root hairs of *Raphanus sativus*. Amer. Journ. Bot., 46, 8.—Etherton B. (1963). Relationship of cell transmembrane electropotential to potassium and sodium accumulation ratios in oat and pea seedlings. Plant Physiol., 38, 4.—Fleet D. S. van. (1961). Histochemistry and function of the endodermis. Bot. Rev., 27, 2. — Gaff D. F., T. C. Chambers a. K. Markus. (1964). Studies of extrafascicular movement of water in the leaf. Austr. Journ. Biolog. Sci., 17, 6. — Guttenberg H. von. (1943). Die physiologischen Scheiden. Handbuch der Pflanzenanatomie. — Helder R. J. (1964). Transport across the root tissue and transfer to the shoot. Vortrag X Internat. Bot. Congress. Edinburgh. — House C. R. a. N. Findlay. (1966). Analysis of transient changes in the fluid exudation rate from isolated maize roots. Journ. Exper. Bot., 17, 53. — Hu Ju G. a. P. J. Kramer. (1967). Radial salt transport in corn roots. Plant Physiol., 42, 7. — Hylmö B. (1953). Transpiration and ion absorption. Physiol. Plantarum, 6. — Iversen T.-H. a. P. R. Flood. (1969). Rod-shaped accumulations in cisternae of the endoplasmic reticulum in root cells of *Lepidium sativum* seedlings. Panta, 86, 3. — Kirchbaum R., U. Lüttge u. J. Weigl. (1967). Mikroautoradiographische Untersuchung der Auswaschung des «anscheinend freien Raumes» von Maiswurzeln. Ber. deutsch. Bot. Gesellsch., 80, 1. — Läuchli A. (1967). Untersuchungen über Verteilung und Transport von Ionen in Pflanzengeweben mit Röntgenmikrosonde. Planta, 75, 3. — Lüttge U. (1964). Mikroautoradiographischer Nachweis der Aufnahme von $^{35}SO_4$ in die Wurzelhaare von Ahornkeimlingen. Naturwissensch., 51. — Lüttge U. (1969). Aktiver transport. (Kurzstreckentransport bei Pflanzen). — Lüttge U. a. G. G. Laties. (1966). Dual mechanisms of ion absorption in relation to long distance transport in plants. Plant Physiol., 41, 9. — Lüttge U. a. G. G. Laties. (1967). Absorption and long distance transport by isolated stele of Maize roots in relation to the dual mechanisms of ion absorption. Planta, 74. — Lüttge U. u. J. Weigl. (1964). Der Ionentransport in intakten und entrindeten Maiswurzeln. Ber. deutsch. Bot. Gesellsch., 77, 1. — Newcomb E. H. (1967). Fine structure protein-storing plastids in bean root tips. Journ. Cell Biol., 33, 1. — Pitman M. G. (1965). The location of the Donnan free space in disks of beetroot tissue. Austr. Journ. Biol. Sci., 18, 3. — Schumacher W. (1936). Untersuchungen über die Wanderung des Fluorescens in den Haaren von *Cucurbita pepo*. Jahrb. Wiss. Bot., 82. — Scott L. I. a. J. Priestley. (1928). The root as an absorbing organ. I. A reconsideration of the entry of water and salt in the absorbing region. New Phytol., 27, 3. — Sievers A. (1963). Beteilung des Golgi-apparatus bei der Bildung der Zellwand von Wurzelhaaren. Protoplasma, 56, 1. — Steward F. C. a. J. F. Sutcliffe. (1959). Plants in relation to inorganic salts. In: Plant Physiology, II. New York-London. — Strugger S. (1949). Practicum der Zell- und Gewebe-Physiology der Pflanzen. — Wardrop A. B. (1959). Cell-wall formation in root hairs. Nature, 184, 4691. — Weigl J. u. U. Lüttge. (1962). Mikroautoradiographische Untersuchungen über die Aufnahme von $^{35}SO_4$ durch die Wurzeln von *Zea mays* L. Die Funktion der primären Endodermis. Planta, 59, 2. — Ziegler H. (1956). Untersuchungen über die Leitung und Sekretion der Assimilate. Planta, 47, 4.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 17 II 1970).

SUMMARY

The rhizodermis is characterized by the abundance of cell organelles as compared to the other tissues of the root cortex. The most prominent cell component of rhizodermis is the rough endoplasmatic reticulum the long profiles of which are arranged in parallel layers along the cell walls. Well developed mitochondria are distributed evenly throughout the cytoplasm. Golgi apparatus is represented by numerous dictyosomes functioning actively throughout the period of differentiation of the rhizodermis. These ultrastructural characteristics may be considered as the evidence of high metabolic activity of the rhizodermis. The data obtained support the concept of the barrier function being accomplished by the rhizodermis.

УДК 581.3 : 582.766.

Т. Н. Наумова

ПОЛИЭМБРИОНИЯ У *EUONYMUS MACROPTERA* RUPR И *E. PLANIPES* (KOEHNE) KOEHNE

С 4 таблицами рисунков

T. N. NAUMOVA. POLYEMBRYONY IN *EUONYMUS MACROPTERA* RUPR. AND IN *E. PLANIPES* (KOEHNE) KOEHNE

В статье рассматривается эмбриологическое развитие 2 видов бересклета (*Euonymus macroptera* и *E. planipes*), для которых является закономерным образовани и развитие адвентивных зародышей. К началу цветения у них формируются нормально развитые 8-ядерные зародышевые мешки; большая часть пыльцевых зере фертильна. Низкие температуры периода цветения тормозят прорастание пыльцевых зерен в тканях пестика, это препятствует процессу оплодотворения и способствует переходу этих видов к бесполому способу воспроизведения. Развити семяпочки после опыления характеризуется дегенерацией клеток яйцевого аппарата и обособлением во внутреннем интегументе инициальных клеток проэмбри Развивающиеся зародыши в большинстве случаев имеют интегументальную природу, очень редко зародыши возникают из яйцеклетки, но не ясно, развиваются л они из оплодотворенной зиготы или партеногенетически. У интегументальных зародышей не наблюдается четкой закономерности клеточных делений, нет подвеск на проэмбриональной стадии и дифференциация происходит поздно. Процент полиэмбрионии у зрелых семян изученных видов в разные годы может изменятьс в широких пределах. Один из зародышей в зрелом семени (редко два) дифференцирован и нормально развит, другие могут находиться на разных стадиях развития

За последние годы появилось много сообщений о полиэмбрионии отдельных видов, родов и семейств покрытосеменных и голосеменных. Дополнительные зародыши часто образуются из синергид, антипод, из клето полового зародыша путем его дробления, из тканей нуцеллуса или интегумента (Johansen, 1950; Магешвари, 1954; Яковлев, 1956, 1957; Jakovlev, 1967, 1968; Поддубная-Арнольди, 1964, и др.).

Случаи образования зародышей из клеток внутреннего интегумент отмечены лишь для немногих семейств. На основании литературных данных Джогансен (Johansen, 1950) отмечает наличие интегументальной полиэмбрионии у представителей следующих семейств: *Anagraceae (Oenothera lamarkiana)*, *Amaryllidaceae (Funkia ovata)*, *Celastraceae (Euonymus latifolius*, *Celastrus scandens*), *Liliaceae* (*Allium roseum*, *A. odorum*) *Myrsinaceae (Ardisia crispa)*, *Myrtaceae (Eugenia malaccensis)*, *Rosacea (Potentilla reptans)*, *Solanaceae (Scopolia carniolica)*, *Umbelliferae (Amm majus*). Однако данные Джогансена не совсем полные. В более ранней работе Густафсона (Gustafsson, 1946) указаны случаи интегументальной полиэмбрионии еще в 2 семействах:*Ochnaceae (Ochna serrulata)* и *Orchidaceae (Zygopetalum mackayi*). В указанных сводках отсутствуют также сведения о полиэмбрионии у *Euonymus americanus* (Braun, 1860), *Spiranthe cernua* (Swamy, 1948) и многих других видов. В большинстве отмеченны семейств встречаются 2 типа полиэмбрионии: нуцеллярная и интегументальная. Исключение составляют четыре семейства *Umbelliferae, Celastracea*, *Myrsinaceae* и *Ochnaceae*, где зародыши развиваются только и клеток внутреннего интегумента.

Следует подчеркнуть, что многие вопросы, касающиеся нуцеллярной интегументальной полиэбрионии, изучены слабо.

Настоящее исследование предпринято с целью выяснения некоторых факторов, приводивших к замене полового размножения бесполым. Нашей задачей являлось также изучение способов образования, развития зародышей и эндосперма видов, склонных к полиэмбрионии.

Объектами исследования были *Euonymus macroptera* Rupr. и *E. planipes* (Koehne) Koehne (сем. *Celastraceae*). В зрелых семенах этих видов полиэмбриония может достигать 60%. Семейство в целом эмбриологически изучено очень слабо. Большая часть имеющихся исследований посвящена 2 видам *Euonymus*, которым свойственна полиэмбриония, — *E. latifolius* и *E. americanus* (Petit-Thouars, 1808; Grebel 1820; Treviranus, 1838; Braun, 1860). Изучались зрелые семена; определялись количество, размеры и расположение зародышей в них. Лишь в более поздних работах делаются попытки выяснить природу зародышей. Страсбургер (Strasburger, 1878), исследовав *E. latifolius*, впервые указал, что хотя яйцеклетка фертильна, но из нее редко развиваются зародыши; он полагал, что зародыши развиваются из отдельных клеток нуцеллуса или целых клеточных комплексов, которые внедряются в полость зародышевого мешка. Андерсон (Anderson, 1931) показал, что нуцеллус у этого вида дегенерирует рано, а дополнительные зародыши могут возникать из отдельных клеток с густым цитоплазматическим содержимым, расположенных в микропилярной области внутреннего интегумента. В настоящее время, кроме *E. latifolius* и *E. americanus*, полиэмбриония отмечена еще у целого ряда видов: *E. alatus* (Thunb.) Rgl. var. *apterus* Rgl.; *E. dielsianus* Loes., *E. macroptera* Rupr., *E. oxyphyllus* Mig., *E. vagans* Wall. ex Roxb., *E. verrucosoides* Loes. (Brizicky, 1954). Полиэмбриональность была установлена автором на основании изучения гербарных образцов зрелых семян, собранных в различных районах произрастания видов.

Многие виды *Euonymus* эмбриологически не исследованы. Таковы, в частности, *E. macroptera* и *E. planipes*; лишь в работе Бризицки (Brizicky, 1964) указывается на возможность развития в семенах *E. macroptera* 2 или 3 зародышей. О наличии полиэмбрионии у *E. planipes* впервые сообщается в данной статье.

Материал и методика исследований

Материал для исследования собирался в течение вегетационного периода 1968 и 1969 г. на территории парка Лесотехнической академии им. С. М. Кирова в Ленинграде. Фиксировался материал в жидкостях Карнуа, Навашина и в смеси 40% формалина, 70° спирта и ледяной уксусной кислоты (1 : 10 : 1). Препараты готовились по общепринятой методике. Толщина микротомных срезов 10—15μ. В качестве красителей использовались железный гематоксилин Гейденгайна с подкраской конго-рот и генциан-виолет с подкраской оранжем «G» в гвоздичном масле. Рисунки изготовлялись с помощью рисовальных аппаратов РА-4 и РА-5. Продолжительность роста пыльцевых трубок внутри тканей завязи была определена путем темпоральных фиксаций, производимых через 12, 24 и 48 час., а также через 3, 4, 6, 8, 10, 11, 12 суток.

Зрелые пыльцевые зерна проращивались на искусственной питательной среде, содержащей 2% желатины и 5—10% свекловичного сахара. Среда наносилась тонким слоем на покровное стекло, затем производился посев пыльцы. Проращивание производилось во влажной камере при температуре 25—28°. Затем материал фиксировали в парах 2% осмия, окрашивали метиленовым синим, проводили через спирты, ксилолы и заключали в бальзам.

Результаты исследований

Цветки у *E. macroptera* и *E. planipes* обоеполые. В отличие от цветков *E. europaeus* L. никаких признаков разделения полов у них не отмечается. Это ветроопыляемые и частично насекомоопыляемые растения.

Этим видам свойственно массовое опадение цветков, а позже — уже начавших развиваться завязей. Наиболее обильное опадение цветков (70—75% от их общего количества) у *E. macroptera* и несколько меньшее у *E. planipes* происходит вскоре после окончания цветения. Подобное явление отмечалось и для других представителей сем. *Celastraceae* (Hofmeister, 1858; Bally, 1916; Andersson, 1931). Позднее, спустя 2—3 недели после окончания цветения, было отмечено опадение довольно крупных завязей (5—10% от их общего количества). Подобное явление наблюдалось также у *E. japonica*, но причины его остались неясными (Copeland, 1966). В результате массового опадения цветков и завязей на деревьях развивается и созревает мало плодов: 15—20% от первоначального количества цветков у *E. macroptera* и несколько больше у *E. planipes*.

Для выяснения причин, обусловливающих столь низкую семенную продуктивность, существенное значение имеют эмбриологические исследования.

Развитие женского и мужского гаметофитов

За несколько недель до начала цветения у *E. macroptera* и *E. planipes* в ткани нуцеллуса молодой семяпочки непосредственно под эпидермисом обособляется крупная археспориальная клетка. Она окружена 2 слоями клеток нуцеллуса. После мейоза образуется линейная тетрада макроспор; из них 3 верхние вскоре отмирают, а нижняя дает начало зародышевому мешку.

Дегенерация клеток нуцеллуса начинается рано, когда макроспоры еще находятся на стадии тетрады, заканчивается она к моменту созревания зародышевого мешка. Несколько дольше сохраняется нуцеллярная ткань, примыкающая к халазальной части зародышевого мешка, но и она полностью дегенерирует еще до начала образования зародышей.

Зародышевый мешок развивается по Polygonum-типу. К началу цветения он полностью сформирован (табл. I, *1*). Синергиды имеют грушевидную форму, в базальной части их отчетливо виден нитчатый аппарат. Яйцеклетка расположена между синергидами и обычно глубже их вдается в полость зародышевого мешка. Ядро яйцеклетки по размерам не отличается от ядер синергид. Аналогичное явление было отмечено для других *Celastraceae* (Andersson, 1931). В халазальном конце зародышевого мешка располагаются 3 клетки антипод, которые отмирают до начала развития зародышей. В центре зародышевого мешка расположены 2 крупных полярных ядра.

В гнездах зрелых пыльников содержится значительное количество фертильных пыльцевых зерен. У *E. macroptera* в зрелом пыльнике большинство пыльцевых зерен находится на двухъядерной стадии, но, кроме них, в незначительном количестве можно наблюдать одноядерные и трехъядерные зерна. Некоторые пыльцевые зерна начинали прорастать в еще не лопнувшем пыльнике. Прорастание их in situ было отмечено также у другого представителя *Celastraceae* — *Gymnosporia rothiana* (Adatia a. Gavde, 1962).

Зрелые пыльцевые зерна (табл. I, *2а*) *E. macroptera* и *E. planipes* проращивались на искусственной питательной среде при оптимальной температуре (25—28°). Через 2—3 часа после посева они начинали прорастать, а через 10—12 часов у 85—90% зерен уже можно было наблюдать длинные пыльцевые трубки. Деление генеративного ядра происходит большей частью в пыльцевой трубке и реже в пыльцевом зерне, в самом начале его прорастания (табл. I, *2б, в*).

Таким образом, макроспорогенез, развитие мужского и женского гаметофитов у *E. macroptera* и *E. planipes* происходит в пределах нормы.

Дальнейшее развитие их характеризуется резкими отклонениями. На основании проведенных исследований было установлено, что в условиях Ленинграда в период массового цветения (в 1969 г. с 26 мая по

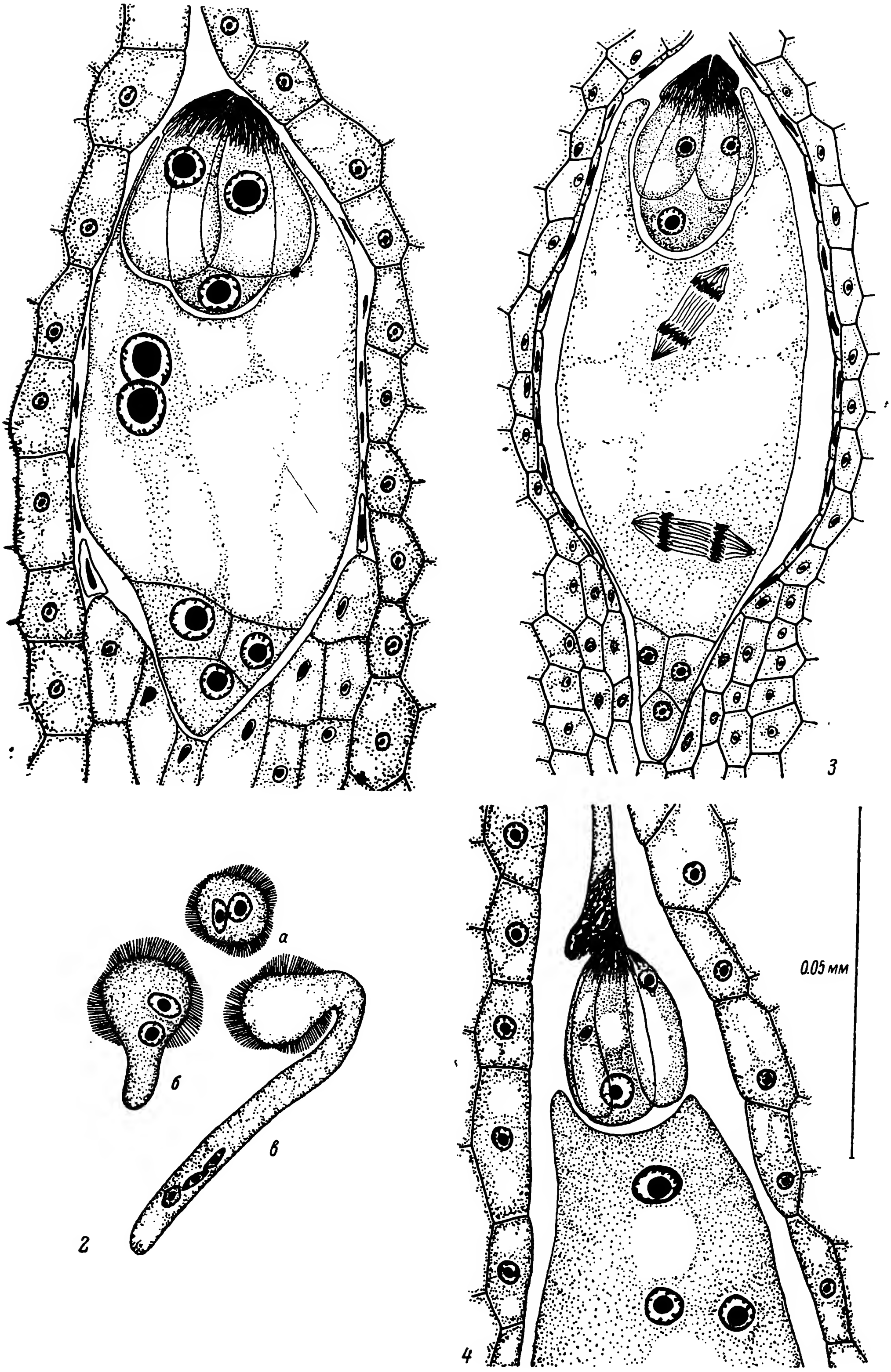


Таблица I.

Пыльцевые зерна в момент прорастания и зародышевые мешки *Euonymus*.

1 — зрелый зародышевый мешок *E. macroptera*; *2* — зрелые и прорастающие пыльцевые зерна *E. macroptera*; *а* — двухъядерное пыльцевое зерно, *б* — начало прорастания, *в* — проросшее пыльцевое зерно с 2 спермиями и вегетативным ядром; *3* — зародышевый мешок с делящимися ядрами эндосперма; пыльцевая трубка не проникла в зародышевый мешок, клетки яйцевого аппарата не повреждены (*E. planipes*); *4* — пыльцевая трубка вблизи клеток яйцевого аппарата (6—7 суток после опыления), эндосперм многоядерный, начальные этапы дегенерации клеток яйцевого аппарата (*E. macroptera*).

10 июня) среднесуточная температура равнялась 12°, что на много ниже оптимальной (25—28°), при этом лишь незначительная часть пыльцевых зерен способна образовывать пыльцевые трубки. Возможно, что пыльцевые зерна, попавшие на рыльца пестиков, в этих условиях не способны прорастать. Те же редкие пыльцевые зерна, которые начинают прорастать, растут чрезвычайно медленно. Это явление, очевидно, обусловливает и массовый опад цветков вскоре после цветения.

Известно, что внешние условия, в частности низкие температуры, оказывают сильное воздействие на ход эмбриологических процессов (Герасимова-Навашина и др., 1968). Они показали, что при воздействии на соцветия *Crepis capillaris* (L.) Wallr. низких температур (1, 5, 8°) до опыления и сразу после опыления пыльцевые трубки не дорастают до зародышевых мешков и оплодотворения не происходит. У *E. macroptera* и *E. planipes* мы наблюдали на 2—3 сутки после опыления пыльцевые трубки лишь в самой верхней части столбика. Большинство из них на этом свое развитие заканчивало; лишь в редких случаях и только на 6—7 сутки пыльцевые трубки наблюдались вблизи зародышевого мешка (табл. I, *4*). При этом ни одна из синергид не претерпевала никаких изменений, вызванных присутствием пыльцевой трубки; ядра обеих синергид были отчетливо видны, но уже начали дегенерировать. Позднее дегенерация охватывает все клетки яйцевого аппарата. Эндосперм в этих случаях был многоядерным. Содержимое пыльцевых трубок, находящихся вблизи зародышевого мешка, было бесформенным и сильно окрашивалось различными красителями. Вполне возможно, что за столь длительный период роста внутри тканей завязи (6—7 суток против 10—12 часов на искусственной среде) пыльцевые трубки могли потерять жизнеспособность и содержимое их начало дегенерировать. Отчетливых картин прошедшего процесса оплодотворения яйцеклетки и центрального ядра зародышевого мешка нам наблюдать не приходилось.

Специфично происходит у этих видов и развитие эндосперма. Полярные ядра из центральной части зародышевого мешка смещаются в сторону яйцевого аппарата, где и образуется центральное ядро; последнее без слияния со спермием, смещается вновь к центру зародышевого мешка и через 4—5 суток после опыления приступает к делениям, образуя свободноядерный эндосперм. Подсчет хромосом клеток эндосперма дает основание считать, что он развивается партеногенетически (у эндосперма, как и у соматических клеток, 2n=32). Такое происхождение эндосперма подтверждается и тем, что единичные пыльцевые трубки по нашим наблюдениям, достигают полоски зародышевого мешка лишь тогда, когда эндосперм уже начинает развиваться (табл. I, *4*); кроме того, при первых делениях эндосперма в яйцевом аппарате отсутствуют признаки процесса оплодотворения и ни одна из синергид не разрушается (табл. I, *3*).

Таким образом, для *E. macroptera* и *E. planipes* понижение температуры в период цветения может быть одним из факторов, тормозящих прорастание пыльцевых зерен и рост пыльцевых трубок; это препятствует процессу оплодотворения и ведет к переходу данных видов на бесполый путь воспроизведения.

Дальнейшее развитие семяпочки сопровождается дегенерацией клеток яйцевого аппарата и обособлением инициальных клеток проэмбрио в тканях внутреннего интегумента. Клетки эти отличаются от других клеток интегумента более крупными размерами и наличием густой цитоплазмы (табл. II, *1, 2, 3*). Инициальные клетки можно наблюдать у *E. planipes* в микропилярной, а у *E. macroptera* в микропилярной и халазальной частях внутреннего интегумента. Эти клетки могут располагаться как по краю интегумента, обращенному к зародышевому мешку, так и внутри его ткани. Эндогенное заложение инициальных клеток адвентивных зародышей было описано еще у нескольких видов у представителей рода *Citrus* (Strasburger, 1878; Osawa, 1912; Яковлев, 1957), у *E. latifolius* (Andersson, 1931). По нашим наблюдениям, эндо генные инициальные клетки наиболее часто возникают в тех случаях, когда некоторые из интегументальных зародышей уже начали развиваться. При эндогенном заложении инициальные клетки, претерпевая несколько делений, образуют группу клеток. В дальнейшем они обычно гибнут, если не смогут проникнуть в полость зародышевого мешка. Для *E. macroptera* и чаще для *E. planipes* отмечались случаи, когда инициальные клетки совсем не возникали, тогда начиналась дегенерация эндосперма, которая обычно заканчивалась дегенерацией завязей.

Эмбриогенез

При изучении эмбриогенеза *E. macroptera* и *E. planipes* было установлено, что зародыши у них развиваются из инициальных клеток внутреннего интегумента. В очень редких случаях в одном семени можно было наблюдать совместное развитие интегументальных зародышей и зародышей из яйцеклетки (табл. II, *3*); но развиваются ли такие зародыши из оплодотворенной зиготы или без оплодотворения, сказать трудно. Эти зародыши были расположены против микропиле и на ранних стадиях развития имели линейную форму, подобную той, которой характеризовались половые зародыши *E. europaea* L. (Наумова, 1970).

Случаи образования зародышей из клеток соматических тканей (в данном случае из клеток внутреннего интегумента), согласно классификации, предложенной М. С. Яковлевым (1956, 1957), следует относить к типу гаметофитно-спорофитной полиэмбрионии.

Начальные этапы развития интегументальных зародышей *E. macroptera* и *E. planipes* во многом сходны с таковыми у *E. europaea*. При первом делении инициальной клетки обычно возникает перегородка, перпендикулярная по отношению к длинной оси клетки (табл. II, *4А*). Второе деление лишено четкой закономерности. Оно может произойти либо в терминальной, либо в базальной клетке; причем клеточные перегородки закладываются либо перпендикулярно, либо продольно по отношению к длинной оси зародыша (табл. II, *4Б, а—г*). Количество вариаций последовательности клеточных делений возрастает по мере роста проэмбрио (табл. II, *4В, а—г, Г, а, б, Д, а—в, Е, а, б*).

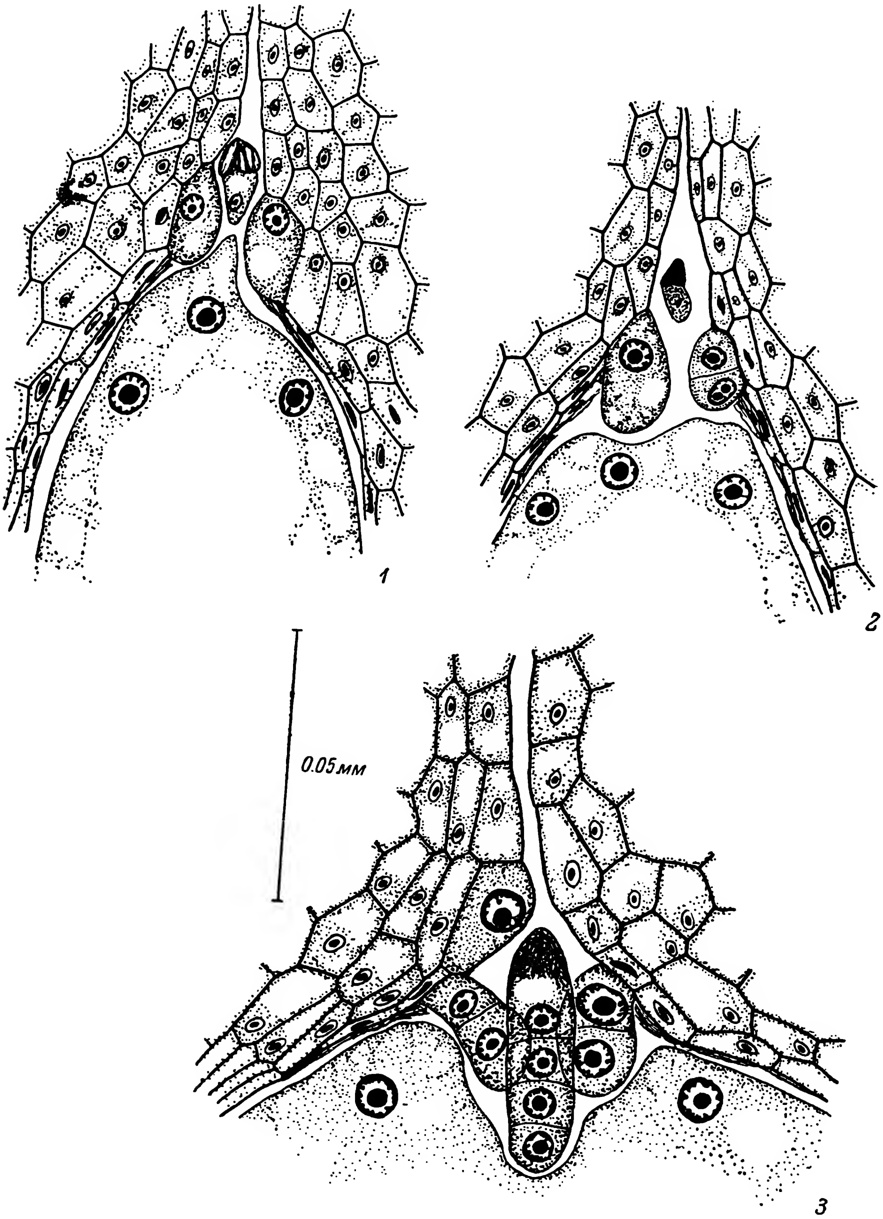
Интегументальные проэмбрио не способны образовывать линейные формы, характерные для зародышей, возникающих из яйцеклетки. У них, начиная с трехклеточной стадии, деление обычно происходит внутри ярусов. У интегументальных проэмбрио ширина базальной и терминальной частей почти одинакова. Базальная часть их состоит из крупных клеток, которые плотно примыкают к интегументу (табл. II, *4ж, з*; табл. III, *1, 2, 3*). Подвесок у них отсутствует, можно лишь предположить, что его функцию выполняют крупные клетки базальной части проэмбрио.

Интегументальные зародыши начинают дифференцироваться поздно. Лишь у довольно крупных многоклеточных проэмбрио формируется эмбриодерма,[1] характеризующая переход их в стадию собственно зародыша (табл. III, *2*, *3*). Стадия собственно зародыша характеризуется увеличением интенсивности клеточных делений в его терминальной части, деления в базальной части затухают (табл. III, *4*). По мере роста зародышей интегумент быстро разрушается, а зародыши проникают все глубже в полость зародышевого мешка и начинают активнее использовать эндосперм. У крупных зародышей с намечающимися семядольными бугорками в центральной части появляются клетки вытянутой формы, из которых в дальнейшем формируется прокамбиальный тяж. В базальной части начинается формирование корневого чехлика (табл. III, *5*). Дифференциация зародыша заканчивается ко времени созревания семени.

---

[1] Образование эмбриодермы как критерий перехода из стадии проэмбрио в стадию собственно зародыша предложен М. С. Яковлевым.

Зрелый зародыш *E. macroptera* и *E. planipes* дифференцирован У него имеется корневой апекс, гипокотиль, апекс побега и 2 семядоли Апекс побега не дифференцирован и имеет слабовыпуклую форму В корневом апексе отчетливо выделяется корневой чехлик; непосредственно под ним располагаются 4 иницальные клетки апикальной меристемы, откладывающие новые клетки в сторону центрального цилиндр



(табл. III, *6*). Такой тип апикальной меристемы, согласно Гуттенберг (Guttenberg, 1960), следует отнести к закрытому.

У *E. macroptera* наряду с зародышами, находящимися в микропиля ной области, могут развиваться зародыши из инициальных клеток, ра положенных в халазальной области. Халазальные зародыши образуютс сравнительно редко, они обычно несколько отстают в развитии от микр пилярных, но иногда в зрелом семени мы наблюдали их одинаковое ра витие (табл. IV, *5*). По ходу эмбриогенеза халазальные зародыши не отл чаются от микропилярных. В молодой завязи обычно можно наблюда сразу несколько интегументальных зародышей. Развитие их начинаетс неодновременно, поэтому в семени присутствуют зародыши, находящиеся на различных стадиях развития. При образовании нескольких зародышей они никогда не срастаются, а лишь деформируют друг друга. Деформация, однако, не препятствует их дифференциации. Многие зародыши гибнут в процессе развития, поэтому полиэмбриональность зрелых семян ниже первоначальной.

Зрелые семена *E. macroptera* характеризуются более высоким процентом полиэмбрионии и образованием большого количества зародышей в одном семени по сравнению с *E. planipes*. В зрелых семенах *E. macroptera* мы отмечали до 4 зародышей, но чаще их бывает 2. Один из зародышей обычно опережает в развитии другие, но наблюдались такие случаи, когда 2 зародыша были одинаково развиты (табл. IV, *2*, *3*).

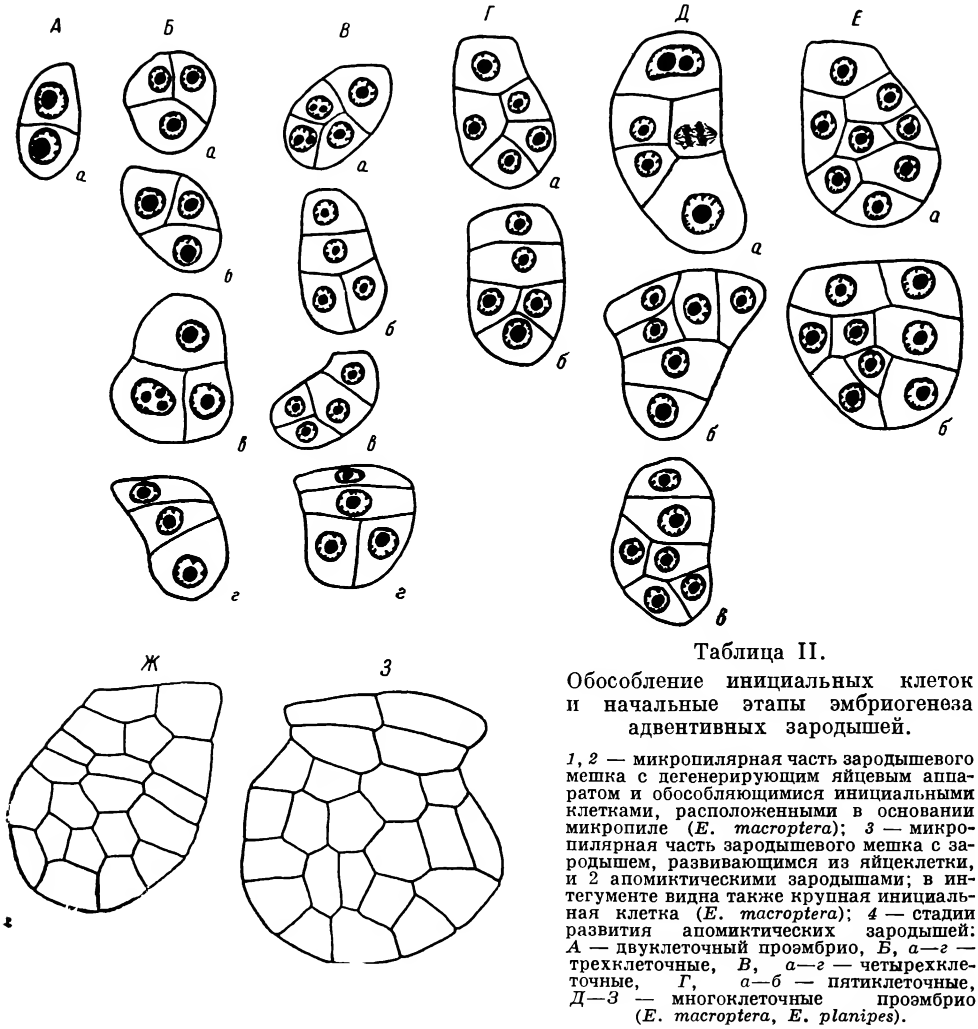


Таблица II.

Обособление инициальных клеток и начальные этапы эмбриогенеза адвентивных зародышей.

1, *2* — микропилярная часть зародышевого мешка с дегенерирующим яйцевым аппаратом и обособляющимися инициальными клетками, расположенными в основании микропиле (*E. macroptera*); *3* — микропилярная часть зародышевого мешка с зародышем, развивающимся из яйцеклетки, и 2 апомиктическими зародышами; в интегументе видна также крупная инициальная клетка (*E. macroptera*); *4* — стадии развития апомиктических зародышей: *А* — двуклеточный проэмбрио, *Б*, *а—г* — трехклеточные, *В*, *а—г* — четырехклеточные, *Г*, *а—б* — пятиклеточные, *Д—З* — многоклеточные проэмбрио (*E. macroptera*, *E. planipes*).

У *E. planipes* в полиэмбриональных семенах редко развиваются больше 2 зародышей; они могут быть одинаковых размеров или один больше другого (табл. IV, *6*, *7*).

Процент полиэмбрионии у этих видов лабилен и может изменяться в широких пределах. В различные годы мы наблюдали изменение процента полиэмбриональных семян у *E. macroptera* от 24 до 60%, а у *E. planipes* от 18 до 46%.

В случае развития в семенах этих видов одного зародыша он, за редким исключением, имеет интегументальную природу.

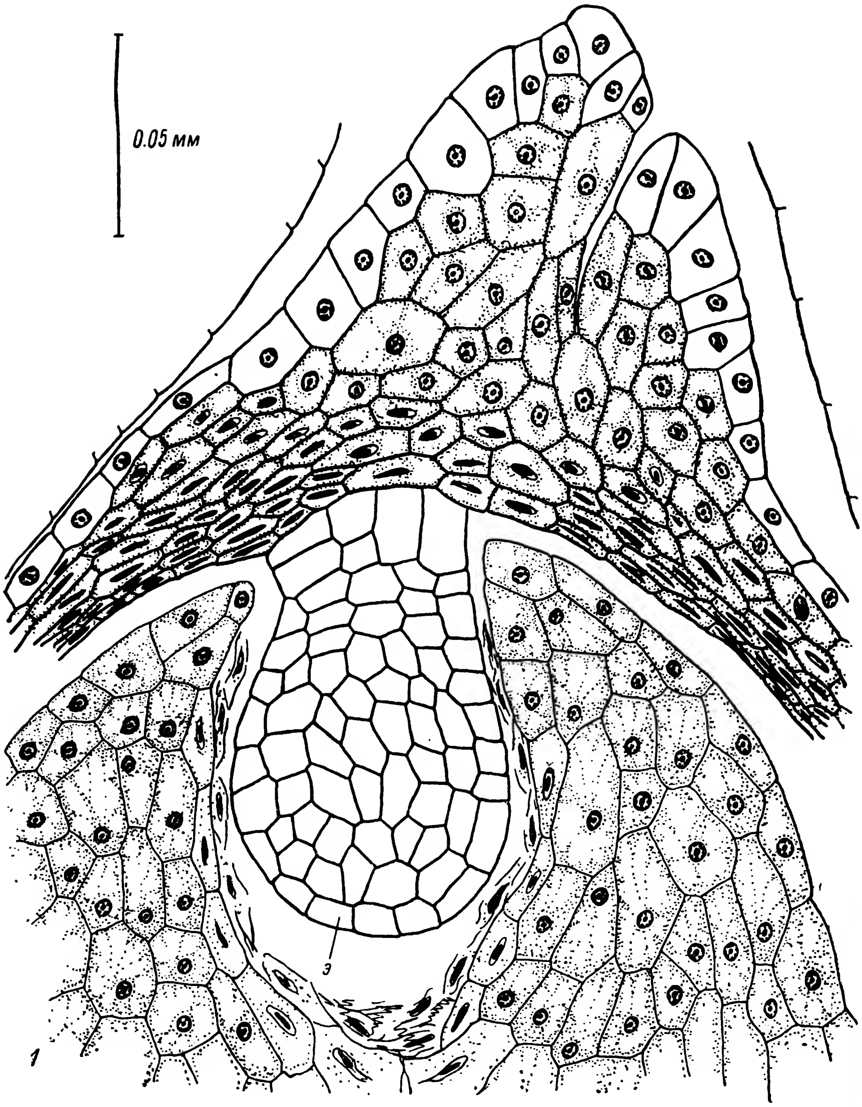


Таблица III.

Поздний эмбриогенез адвентивных зародышей *Euonymus macroptera*.

1 — интегументальный зародыш в микропилярной части зародышевого мешка; 2—4 — обособление в зародышах эмбриодермы (*Э*); 5 — начало дифференциации зародыша: *см* — семядольные бугорки, *пр* — клетки прокамбиального тяжа, *кч* — заложение корневого чехлика; 6 — корнево апекс зрелого зародыша: *кч* — корневой чехлик, *ик* — инициальные клетки, *пр* — прокамбиальный тяж.

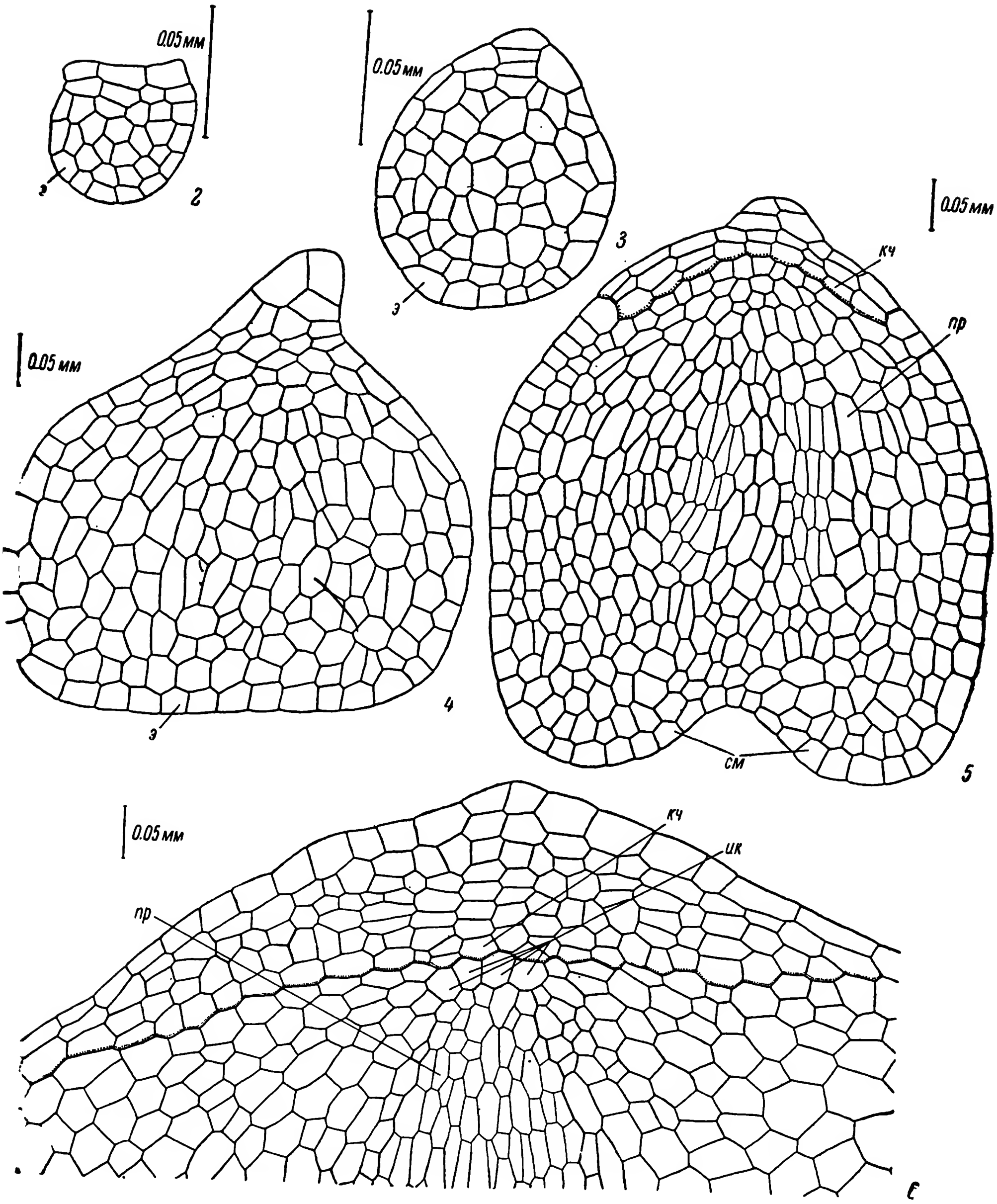


Таблица III (*продолжение*).

Зрелые семена изученных видов имеют массивный эндосперм. Семенную кожуру образуют клетки наружного интегумента. В микропилярно части, а у *E. macroptera* и в халазальной части сохраняются незначительные остатки внутреннего интегумента; боковые его части разр шаются задолго до созревания семян (табл. IV, *1—7*).

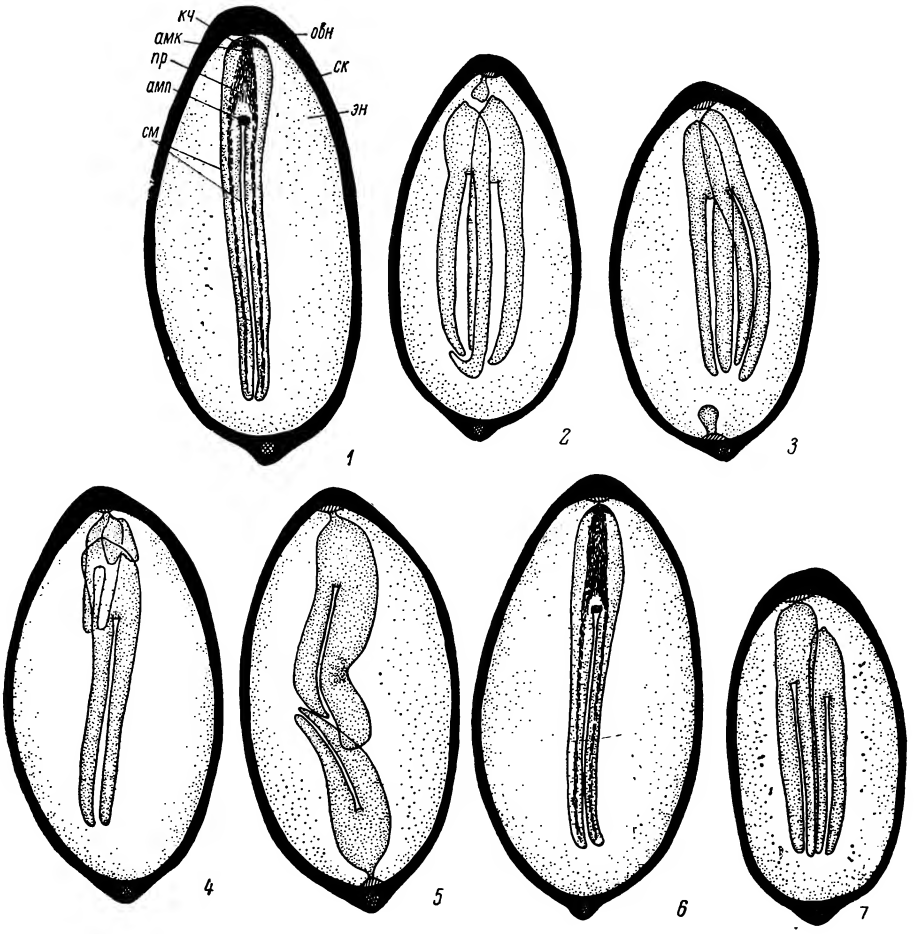


Таблица IV.

Полиэбриония в зрелых семенах.

1, 6 — семена *Euonymus macroptera* и *E. planipes*: *ск* — семенная кожура, *эн* — эндосперм, *овн* остатки внутреннего интегумента, *амк* — апикальная меристема корня, *см* — семядоли, *амп* апикальная меристема побега, *кч* — корневой чехлик, *пр* — прокамбиальный тяж; *2—5* — разли ные варианты взаимного расположения и степени развитости зародышей в зрелых семенах *E. m croptera*; *7* — наиболее часто встречающееся расположение зародышей в зрелом семени *E. planip*

Выражаю благодарность проф. М. С. Яковлеву за руководство раб той и постоянное внимание к ней; благодарю также М. П. Солнцеву ценные консультации.

ЛИТЕРАТУРА

Герасимова-Навашина Е. Н., Р. Н. Капил, С. Н. Коробов Г. И. Савина. (1968). Процесс двойного оплодотворения при пониженных темп ратурах. Бот. журн., 53, 5. — Магешвари П. (1954). Эмбриология покрытосеме ных. — Наумова Т. Н. (1970). Развитие половых и апомиктических зародыш у бересклета европейского (*Euonymus europaea* L.). Бот. журн., 55, 5. — Подду ная-Арнольди В. А. (1964). Общая эмбриология покрытосеменных. — Яко лев М. С. (1956). Полиэмбриония у высших растений. В кн.: Проблемы совреме ной эмбриологии. — Яковлев М. С. (1957). Основные типы полиэмбрионии высш растений. Тр. БИН АН СССР, сер. биолог., VII, 4. — Adatia R. D. a. S. G. Gavd (1962). Embryology of the *Celastraceae*. In: Plant embryology. — Andersson (1931). Studien über die Embyologie der Familien *Celastraceae, Oleaceae* und *Apocyn*

ceae. Lundz. Univ. Arsskrift, 27, 7. — Bally W. (1916). Zwei Falle von Polyembryonie und Partenokarpie. Verh. Schweiz. Nat. Ges., 98. — Braun A. (1860). Über Polyembryonie und Keimung von *Caelebogyne*. — Brizicky G. K. (1964). Polyembryony in *Euonymus* (*Celastraceae*). Journ. Arnold. Arbor., 45, 2. — Copeland H. F. (1966). Morphology and embryology of *Euonymus japonica*. Phytomorphology, 16, 3. — Du Petit-Thouars A. (1808). Observation sur la germination de l'Allium fragrans et de quelques autres plantes dont les graines plusieurs embryons distincts. Nouv. Bull. Sci. Soc. philomat. — Grebel Dr. (1820). Über die Saamen des *Evonymus latifolius*. Flora, 3. — Gustafsson A. (1946). Apomixis in higher plants. 1 Lunds. Univ. Arsskrift, 42, 3. — Guttenberg H. V. (1960). Die Angiospermen. — Hegelmaier F. (1897). Zur Kenntnis der Polyembryonie von *Allium odorum* L. Bot. Ztg., 55. — Hofmeister W. (1858). Neuere Beobachtungen über die Embryobildung der Phanerogamen. Jahrb. Wiss. Bot., 1. — Jakovlev M. C. (1967—1968). Polyembryonie in higher plants and princips of its classification. Phytomorphology, 17, 1—4. — Johansen D. A. (1950). Plant embryology. — Osawa J. (1912). Cytological and experimental studies in *Citrus*. Journ. Coll. Agr. Imp. Univ., 4. — Strasburger E. (1878). Über Polyembryonie. Zeitschr. Naturw., 12. — Swamy B. G. (1948). Agamospermy in *Spiranthes cernua*. Lloydia, 11, 3. — Treviranus L. C. (1838). Physiologie der Gewachse, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 15 I 1970).

SUMMARY

As it is established by this embryological study of *Euonymus macroptera* and *E. planipes*, the macrosporogenesis and the development of the male and female gametophytes in these species follow the normal course. Low air temperatures prevailing in Leningrad during the period of flowering are one of the factors exerting an unfavourable effect on most pollen grains reaching the stigma; the pollen tubes that are formed grow slowly and only some of them reach the cavity of the embryo-sac, but even in these cases no signs of fertilization were ever observed. The further development of the ovule is characterized by the degeneration of the cells of the egg apparatus and the differentiation of the initial cells of the proembryo in the internal integument. The integumental embryos are characterized by the failure of the distinct regularity of cell divisions, by the absence of a suspensor at the proembryo stage and by the delayed differentiation. Embryos developing from egg cells are very rare. Mature seeds of *E. macroptera* and *E. planipes* are characterized by a high per cent polyembryony (24—60% and 18—46% respectively). One of the embryos (rarely two is differentiated normally, while the rest of the embryos can be at widely different developmental stages.

Г. А. Байгозова

К БИОЛОГИИ АСТРАГАЛА МАЛОПАРНОГО (*ASTRAGALUS PAUCIJUGUS* C. A. MEY.)

С 3 рисунками

G. A. BAYGOZOVA. A CONTRIBUTION TO THE BIOLOGY OF *ASTRAGALUS PAUCIJUGUS* C. A. Mey.

В работе приводятся результаты наблюдений за биологией астрагала малопарного на стационаре Института ботаники АН КазССР (Тау-Кумы).

В жизненном цикле изучаемого вида выделены 2 периода (виргинильный и генеративный) и 7 возрастных групп.

Виргинильный период характеризуется формированием скелетной основы куста, генеративный, наиболее продолжительный, — наличием генеративных побегов и признаками отмирания в растении.

Для каждой возрастной группы характерно: а) определенное количественное соотношение между разными типами побегов, б) определенное соотношение между нарастанием и отмиранием побегов. Все это определяет форму куста (щитковидную, шаровидную, поникающую и стелющуюся).

На песчаном стационаре Института ботаники АН КазССР (Тау-Кумы) в течение 5 лет изучается биология астрагалов малопарного *Astragalus paucijugus* C. A. Mey. и коротконогого *A. brachypus* Schrenk и песчаной акации *Ammodendron argenteum* (Pall.) O. Kuntze.

Исследования проводятся по методикам И. Г. Серебрякова (1954), З. Г. Беспаловой и И. В. Борисовой (1960) и другим (с нашими дополнениями, в соответствии с экологическими условиями).

В настоящей работе излагаются данные по побегообразованию всех возрастных групп астрагала малопарного и рассматривается положение вида в системе жизненных форм. Этот астрагал — пескоукрепитель, пионер дефлированных песков; вид интересный по своей жизненной форме, создающий высокопродуктивные для пустынь сообщества.

Характерными местами обитания астрагала малопарного являются слабо закрепленные пески, мелкозернистые и с очень малым содержанием гумуса, на обарханенных вершинах бугров, их южных склонах, в котловинах выдувания.

Разновозрастные особи астрагала, как и его сообщества, имеют весенне-раннелетний цикл развития. Наиболее часто вегетация астрагала начинается в третьей декаде марта—первой половине апреля при среднесуточной температуре 9.1—11.8° и минимальном запасе общей влаги в корнеобитаемых слоях (по данным 1966—1967 гг.): 0—20 см — 1.8—3.8%, 20—60 см — 2.9—5.0%, 60—100 см — 3.9—4.5%, 100—160 см — 2.7—5.4%. Но в разные годы сроки начала вегетации астрагала малопарного могут сдвигаться на 13—20 дней (Байгозова, 1967а). В фазу бутонизации он вступает в конце апреля, цветет с 1 по 25 мая, плодоношение наступает в конце мая—июне, в третьей декаде июня осыпаются его плоды. В зависимости от условий увлажнения года наступает летний покой. Таким образом, в различные годы продолжительность вегета ции изменяется от 90 до 110 дней. Во второй половине августа часть растений нередко начинает вторичную вегетацию, которая продолжается до конца октября.

Процессы побегообразования изучались на 30 модельных кустах различного возраста. Кусты астрагала в среднем возрасте 80—120 (200) см высотой и диаметром 60—100 см. Скелетная часть куста представлена 3—6 осями и более. Для зрелого возраста характерны 5—6 порядков ветвления (принимая главную ось за первый порядок). Низшей структурной единицей является годичный побег.

У астрагала малопарного годичные побеги разделяются на вегетативные и специализированные генеративные (рис. 1). Вегетативные могут быть удлиненными и укороченными. Удлиненные побеги бывают как мощными ростовыми, так и переходными и, наконец, слабыми.

Ростовые побеги особей всех возрастных групп имеют почти одинаковое строение. Разница лишь в том, что у генеративных особей они несут специализированные генеративные побеги, развивающиеся из почек в пазухах 3—4-го листьев, а виргинильные особи их не имеют. У основания любого ростового побега всегда имеются 2 укороченных междоузлия (длиной 1.5—2 мм) и сидячие простые листья с прилистниками. За ними следуют 2—3 удлиненных междоузлия (длиной 30—40, реже 50 мм) и тройчатые листья на коротких черешках, а затем 7—10 междоузлий и перистые листья на длинных черешках. Хорошо развитый ростовой побег в условиях района исследований имеет 10—15 междоузлий и несет до 10—15 листьев. Эти побеги древеснеют и участвуют в формировании скелетной основы куста. Рост их обычно усиливается после созревания плодов и опадения части (1—3) листьев. С ослаблением роста побега (июнь—июль) 1—2 верхних междоузлия начинают отмирать.

Слабые вегетативные побеги, подобно ростовым, имеют у своего основания 2 укороченных междоузлия, а затем 1—2 удлиненных (25—30 мм дл.) с 1—3 тройчатыми листьями. В пазухах 3—4-го листьев они также развивают специализированные генеративные побеги. Точка роста их погибает в фазе цветения—плодоношения. После осыпания плодов побеги, не одревесневая, отмирают.

Укороченные вегетативные побеги образуются весной на 3—7 дней позже, чем ростовые и слабые вегетативные побеги. Располагаются они у основания материнского побега, а также на верхнем конце его. Эти побеги, как и слабые вегетативные, выполняют ассимиляционную функцию. Это недоразвитые побеги, у которых имеются лишь укороченные междоузлия; они несут простые листья и 1—2 тройчатых листа. Эти побеги также не одревесневают и отмирают в фазу плодоношения.

Специализированные генеративные побеги, как говорилось выше, образуются на ростовых и слабых вегетативных в пазухах 3—4-го листьев. Представлены они цветочной кистью с 8—12 цветками.

Астрагалу свойственна гетерофилия. На его побегах обычно имеется 3 типа листьев с прилистниками (рис. 1): 1) простые сидячие листья без черешка, 2) тройчатые с черешком, 3) перистые с длинным черешком. Первые 2 типа листа характерны как для укороченных, так и для слабых вегетативных побегов, а перистые листья развиваются чаще на ростовых побегах. Они образуются в поздневесенний и раннелетний периоды, после осыпания плодов.

В благоприятные годы помимо основных типов побегов у астрагала малопарного в отдельных узлах из только что заложенных почек, не имевших периода покоя, могут развиваться силлептические побеги. Они образуются на ростовых побегах из почек, расположенных в пазухах верхних листьев, и вместе с ростовыми побегами участвуют в образовании структуры куста. Верхняя часть силлептического побега, неуспевшая одревеснеть до наступления летнего покоя, засыхает.

Во второй половине августа при наличии осадков может наступить вторичная вегетация. При этом из почек, покоившихся 2—3 месяца, развиваются молодые укороченные побеги с мелкими тройчатыми (ре перистыми) листьями. В недоразвитом состоянии они остаются до з морозков, затем засыхают и опадают; часть засохших побегов остает на кустах всю зиму.

Почки, из которых в следующем году вырастают новые побеги, н чинают формироваться в мае.

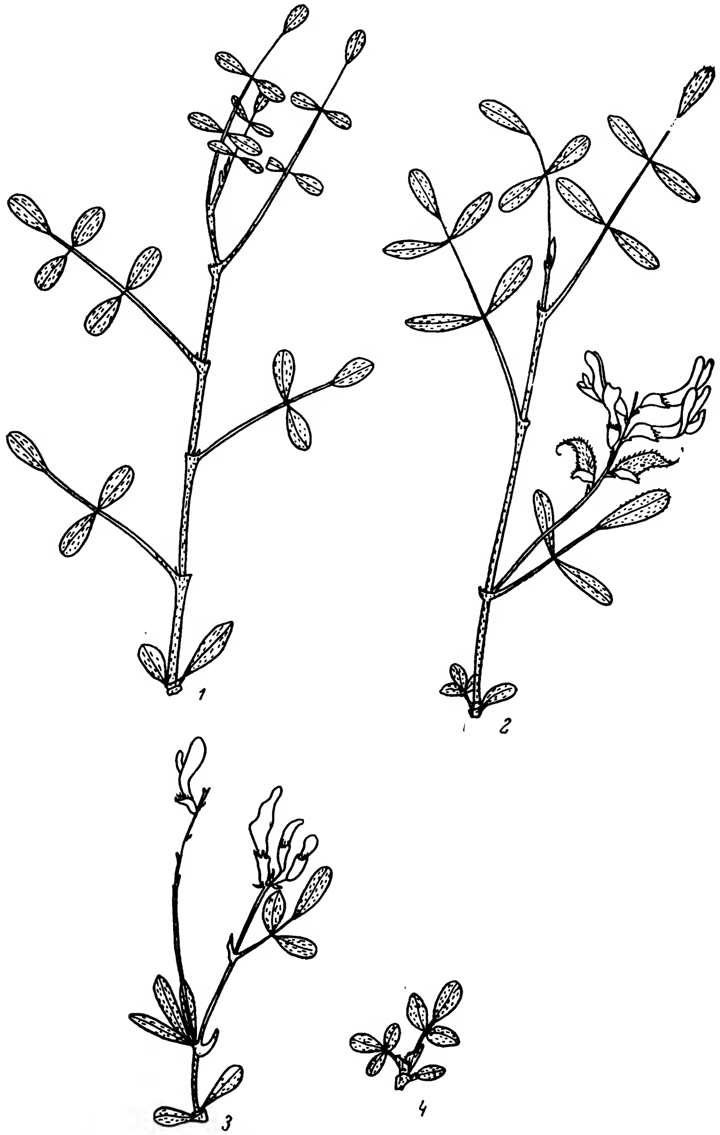


Рис. 1. Типы побегов *Astragalus paucijugus* C. A. Mey.

1 — ростовой побег, *2* — ростовой побег со специализированным генеративным побегом, *3* — слабый вегетативный побег со специализированным генеративным побегом, *4* — укороченный вегетативный побег.

Семена астрагала, покрытые плотной оболочкой, прорастают обыч после скарификации. В естественных условиях семена очень медлен набухают и прорастают весной после воздействия низких температ и то не каждый год. Семенам свойствен растянутый период прорастан Это отмечается также в условиях Туркмении (Сейфулин, 1967

В жизненном цикле астрагала малопарного мы выделяем (Работн 1945) 2 возрастных периода: виргинильный и генеративный, котор включают 7 возрастных групп (Байгозова, 1968).

Виргинильный период длится два года.[1] Он объединяет 3 возрастные группы: всходы, ювенильные и прематурные особи.

Всходы (до 1—1.5 месяцев жизни). Тип прорастания семян надземный. Семядоли, вынесенные на поверхность почвы, сходны с простыми зелеными листьями. Через неделю-полторы появляется первый настоящий лист, простой, густо покрытый жесткими волосками. За ним следуют еще 2—4 простых листа. У всех последующих листьев развиваются более сложные листовые пластинки — двураздельные или тройчатые. Семядольные листья начинают желтеть, когда образуется 3—4 (6) листьев. В начале мая семядольные листья опадают. У поздно появившихся всходов пожелтевшие семядольные листья сохраняются до середины лета.

Ювенильные особи (со второго месяца жизни до конца вегетации). Продолжается усложнение листовой пластинки до перистой. К периоду летнего покоя растение достигает 8—14 см выс. (реже 20—30 см). В начале или в середине июля листья опадают. К этому времени уже закладываются почки в их пазухах. Верхушечная почка отмирает вместе с верхушкой стебля (длиной 1—1.5 мм). Стебель к тому времени по всей длине одревесневает.

Таким образом, у ювенильных растений закладывается лишь главная ось будущего куста.

Прематурные особи (двулетние). На второй год жизни весной из пазушных почек, заложенных летом предыдущего года, образуются только ростовые побеги. Поскольку верхушечная почка отмерла, нарастание побегов идет симподиально (рис. 2).

Итак, в виргинильный период путем симподиального ветвления закладывается скелетная основа куста.

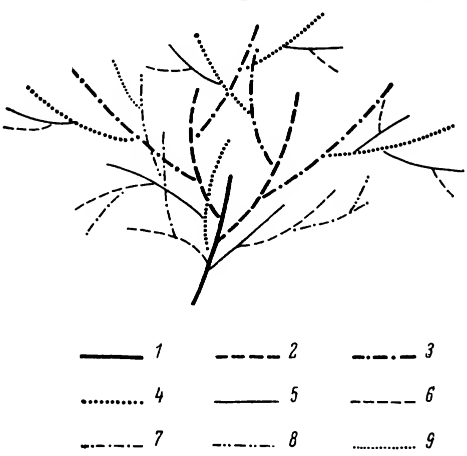


Рис. 2. Схема ветвления *Astragalus paucijugus* С. А. Меу.

1—9 — побеги 1—9-го года жизни.

Генеративный период наступает на третий или четвертый год жизни и продолжается до 8—9, реже 12 лет. Выделены следующие возрастные группы: молодые генеративные особи, средневозрастные, стареющие и отмирающие.

На протяжении всего жизненного цикла особи происходит симподиальное нарастание.

Молодые генеративные особи (возраст 3—5 лет) характеризуются наличием ростовых и специализированных генеративных побегов, ортотропным положением ростовых побегов и щитковидной формой куста (рис. 3). Количество генеративных побегов небольшое. Обычно на некоторых прошлогодних побегах из 3—4-й почки образуются ростовые побеги, несущие генеративные побеги; все прочие побеги (5—8), выросшие из всех остальных почек (сохранившихся живыми на побеге прошлого года), генеративных побегов не несут.

У молодых генеративных особей преобладающая часть вегетативных побегов — это удлиненные ростовые побеги, образующие скелетную основу куста. Отмирают лишь специализированные генеративные побеги, которые являются боковыми, сам же побег остается вегетативным и продолжает рост до начала летнего покоя, достигая длины 20—50 см.

С первого года жизни кустов происходит отмирание верхушек удлиненных побегов. К концу вегетационного сезона отмирают точки роста и верхушки молодых ростовых побегов на протяжении 1—5 мм. К следующей весне у этих побегов отмирает уже половина или целое междоузлие, что составляет 1—10% от всей длины побега.

---

[1] Это разграничение по возрасту не является абсолютным, возможны некоторые отклонения.

Цветет астрагал с 1 по 25 мая. Кривая ритма распускания цветков его имеет две вершины, которые соответствуют температуре воздуха 17—19°. Погодные условия в этот период сильно сказываются на семенной продуктивности астрагальника. Семена вызревают во второй половине июня. Перед опадом зрелых бобов происходит растрескивание их, что было отмечено у этого астрагала также в Туркмении (Ищенко, 1965). Вначале осыпаются невыполненные поврежденные плоды, а затем — и зрелые. Опадая, они часто остаются лежать под кустами. Немногие из них переносятся ветром на расстоянии до 3—4 м, собираясь в микропонижениях, где затем присыпаются песком. Небольшая част их разносится муравьями, которые складывают семена в свои кладовы на глубине 20 см (Байгозова, 1967б).

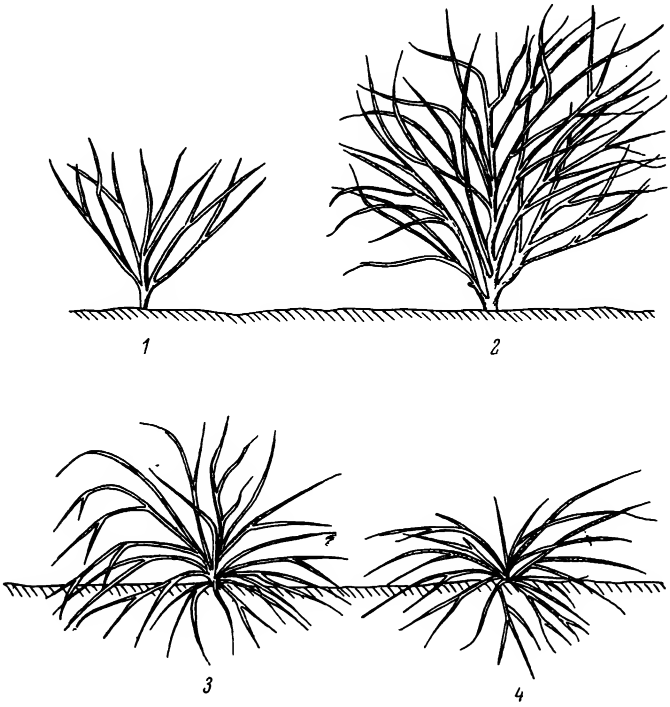


Рис. 3. Формы кустов генеративного периода *Astragalus paucijugus* C. A. Mey.

1 — щитковидная (молодые особи), *2* — шаровидная (среднего возраста), *3* — поникающая (стареющие), *4* — стелющаяся (отмирающие).

Средневозрастные генеративные особи (6—7, реж 8 лет) характеризуются наибольшей высотой и диаметром куста за сче увеличения числа ростовых, слабых вегетативных и генеративных побегов, которых не меньше, чем вегетативных. Число же укороченных вегетативных побегов крайне ограничено. Длина ростовых побегов равн 10—50 см. Распределяются указанные типы побегов на материнском побеге следующим образом: у основания развиваются чаще укороченны вегетативные побеги (1—2), затем — ростовые (3—6, 7), еще выше – слабые вегетативные, а на конце могут быть укороченные вегетативны побеги. Все это определяет шаровидную форму средневозрастного растения (рис. 3).

У средневозрастных кустов отмирание побегов усиливается, достига 15—35%, за счет отмирания генеративных побегов, которые развиваются в большом количестве на кусте, засыхания слабых неодревеснев ших вегетативных побегов, а также верхушки ростовых побегов с двумя или более междоузлиями.

Стареющие генеративные особи (обычно от 7—8 до 11 лет) характеризуются незначительным числом и небольшой длиной (10—30 см) изогнутых тонких ростовых побегов, увеличением числа слабых, укороченных вегетативных и специализированных генеративных побегов (которых намного больше, чем вегетативных) и поникающей формой куста (рис. 3).

У особей этой возрастной группы отмирает до 50—60% побегов, в число которых входят все генеративные, слабые и укороченные вегетативные побеги и верхушки ростовых побегов с несколькими междоузлиями, а также часть двулетних и многолетних побегов.

У стареющих кустов из 7 и 8 почек, расположенных на материнском побеге, отмечено развитие ростовых побегов. Из всех прочих почек развиваются слабые вегетативные побеги, и лишь из первой, второй и верхней могут развиться укороченные вегетативные побеги.

У стареющих кустов уже проявляется партикуляция, следствием которой является поникающая форма куста, характерная для этого возраста; при этом старые отделившиеся ветви меняют ортотропное положение на плагиотропное, а молодые ветви еще сохраняют свое положение.

Отмирающие генеративные особи (8, 9, реже 12 лет). Они цветут, но обычно не плодоносят. Сенильный период у астрагала малопарного в условиях Тау-Кумов (северная пустыня) при достаточном увлажнении нами не наблюдался.

Для отмирающих особей характерно также большое количество генеративных побегов и незначительное число вегетативных; они обычно представлены слабыми побегами, даже ростовые побеги их не превышают 20—25 см дл. Число укороченных побегов увеличивается. Ростовые побеги располагаются в верхней части материнского побега в количестве 1—2, иногда они вообще могут отсутствовать. Усиливается партикуляция, благодаря которой отделившиеся ветви полегают. Большинство осей утрачивает ортотропное положение и распластывается вокруг центра куста. Так образуется стелющаяся форма (рис. 3).

Полное отмирание особи происходит после отцветания, когда генеративные побеги засыхают и опадают, затем отмирают и прочие побеги. Куст засыхает, чернеет и покрывается лишайником *Blastenia ferruginea* (Huds.) Mass.[1]

Партикуляция у астрагала неполная, она происходит в стебле, почти не затрагивая корня. Явление партикуляции связано со старением куста, а также с массовым развитием генеративных побегов; после их отмирания остаются некротические очаги, способствующие отмиранию более старых участков главной оси и ее расщеплению.

Максимальная продолжительность жизни астрагала малопарного в условиях Южного Прибалхашья равняется 8—12 годам.

В перечисленном ряду возрастных групп астрагала происходит смена типов побегов, а также изменение их количественных соотношений; меняется расположение ростовых побегов по отношению к скелетной основе куста; возрастает процент отмирающих частей куста; форма куста изменяется от щитковидной через шаровидную и поникающую до стелющейся.

Корневая система астрагала поверхностно-глубинного типа, универсальная. По данным М. П. Петрова (1933), в условиях Туркмении астрагал имеет специализированную корневую систему. В условиях Тау-Кумов развивается корень универсального типа, что можно объяснить иными условиями существования.

В первые годы жизни происходит рост корня в глубину. У ювенильного растения длина корня превышает высоту надземной части в 8—9 раз.

---

[1] Определен Е. И. Андреевой.

На следующих возрастных этапах у молодых растений корень также растет в глубину почвы, в дальнейшем начинают развиваться горизонтальные корни.

Главный корень астрагала имеет 3 зоны ветвления. На глубине 7—15 см от главного корня отходят тонкие светлые корешки, длиной 20—50 (70) см, использующие влагу верхнего горизонта. Вторую зону составляют более крупные корни, которые поглощают влагу из слоя 60—100 см. К третьей зоне относятся боковые корни, извлекающие воду с глубины 150—200 см. Подобное строение корневой системы астрагала обеспечивает его влагой при наличии только атмосферного увлажнения (грунтовые воды находятся на глубине 20—25 м).

Относительно жизненной формы астрагала малопарного имеются противоречивые мнения. Одни авторы рассматривают его как кустарник («Флора СССР», 1946; «Флора Туркмении», 1950; Ларин и др., 1951; Ротов, 1959; «Флора Казахстана», 1961). Другие считают его полукустарником (Боровский и др., 1940; Сейфулин, 1967а).

И. Г. Серебряков (1955, 1965) считает, что одним из основных признаков, отличающим кустарник от полукустарника, является длина отмирающей части годичного побега. Тип нарастания, свойственный астрагалу малопарному, Серебряков называет ксерогенным, а само растение — кустарником. При классификации жизненных форм обычно учитывают также степень отмирания однолетних побегов (Радкевич и Шубина, 1935; Рачковская, 1957; Никитин, 1965).

При оценке жизненных форм астрагала Э. М. Сейфулин (1967а) одним из признаков полукустарника считает травянистость большей части побегов, другим — явление партикуляции. Поэтому астрагал малопарный отнесен им к полукустарникам. В. П. Голубев (1960) указывает на главные черты, определяющие жизненную форму полукустарника: 1) небольшая продолжительность жизни главной, скелетной оси, 2) ежегодное отмирание верхушек побегов, 3) партикуляция каудекса и стержневого корня. В. И. Талиев (1931) и В. В. Никитин (1965) определяют полукустарник как многолетнее растение, у которого одревесневает только нижняя многолетняя часть надземных осей. М. В. Сенянинова-Корчагина (1949) считает полукустарниками те растения, у которых нижняя часть стебля покрывается пробкой, а верхняя покрыта эпидермисом. З. Г. Беспалова (1965) дает таблицу, характеризующую основные признаки жизненных форм кустарника и полукустарника, которые мы использовали для определения жизненной формы астрагала.

Низшей структурной единицей у астрагала является годичный побег. Структуру куста составляют многолетние ветви, образованные годичными побегами. Одревеснение побегов наблюдается к концу вегетации почти по всей их длине. Многолетняя часть побегов находится над поверхностью почвы. Генеративные побеги специализированные. Количество их в кроне куста различно у особей разных возрастных групп. Генеративные побеги отмирают после осыпания плодов. Среди вегетативных побегов полностью отмирают лишь укороченные и слабые, неодревесневшие побеги, а у ростовых побегов отмирают одно или несколько междоузлий. Отмирание специализированных генеративных, слабых и укороченных вегетативных побегов отражается на структуре куста лишь при старении особи, приводя к партикуляции куста. Все перечисленные признаки указывают на близость астрагала малопарного к кустарникам.

Таким образом, по нашим наблюдениям, астрагал малопарный имеет ряд признаков, близких к кустарникам: структура куста представлена многолетними ветвями, образованными годичными побегами; генеративные побеги специализированные, вегетативные побеги удлиненные, укороченные единичны и т. д. Возможно, что его следует относить к кустарникам вторичного происхождения, к которым Я. И. Проханов (1965) причислил трагакантовые астрагалы. Дальнейшие исследования покажут истинное положение этого вида в системе жизненных форм.

ЛИТЕРАТУРА

Байгозова Г. А. (1967а). Фенологические наблюдения в астрагальнике. Матер. конф. молодых ученых, Алма-Ата. — Байгозова Г. А. (1967б). Прочтите, это интересно! Луга и пастбища, 2.—Байгозова Г. А. (1968). Особенности роста и развития астрагала малопарного (*Astragalus paucijugus* С. А. М.). Матер. I Научн. конф. молодых ученых АН КазССР, Алма-Ата. — Беспалова З. Г. (1965). О жизненной форме полукустарничек. Проблемы совр. ботаники, II. — Беспалова З. Г. и И. В. Борисова. (1960). Краткая программно-методическая записка по стационарному изучению биологии степных и пустынных растений и возрастного состава их популяций. В сб.: Программно-методические записки по биокомплексному и геоботаническому изучению степей и пустынь Центрального Казахстана. — Боровский Г. Ф., Г. А. Зиновьев, В. Н. Минервин и др. (1940). Кормовые растения равнинной Туркмении. Тр. Туркм. опытн. станц. по животновод., 1. — Голубев В. П. (1960). О месте полукустарников в ряду эволюции жизненных форм от деревьев к травам. Бюлл. Главн. Бот. сада, 36. — Ищенко Л. Е. (1965). Некоторые биологические особенности туркменской флоры. Изв. АН ТуркмССР, сер. биол., 2. — Ларин И. В., Ш. М. Агабабян, Т. А. Работнов и др. (1951). Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР, II. — Никитин В. В. (1965). Жизненные формы растений Туркмении. Бот. журн., 50, 1. — Петров М. П. (1933). Корневые системы растений песчаной пустыни Кара-Кумы, их распределение и взаимоотношение в связи с экологическими условиями. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., сер. 1, 1. — Проханов Я. И. (1965). Травяные равнины и новейшие пустыни, их природа и происхождение. В сб.: Проблемы филогении растений. — Работнов Т. А. (1945). Биологические наблюдения на субальпийских лугах Северного Кавказа. Бот. журн., 30, 4. — Радкевич О. Н. и Л. Н. Шубина. (1935). Морфологические основы явления партикуляции у ксерофитов пустыни Бетпак-Дала. Тр. САГУ. сер. VIII, Ботаника, 25, Ташкент.— Рачковская Е. И. (1957). К биологии пустынных полукустарников. Тр. Бот. Инст. АН СССР, сер. III, 2.— Ротов Р. А. (1959). Биолого-морфологические особенности древесно-кустарниковых жизненных форм растений песчаной пустыни Кара-Кум. Уч. зап. Моск. гос. пед. инст., 5. — Сейфулин Э. М. (1967а). Жизненные формы астрагалов Туркмении из секции *Ammodendron* Bge. Изв. АН ТуркмССР, сер. биол. наук, 6. — Сейфулин Э. М. (1967б). Систематика, биология и хозяйственное значение аммодендроновых астрагалов Туркмении. Автореф. диссерт. Ашхабад. — Сонянинова-Корчагина М. В. (1949). К вопросу о классификации жизненных форм. Уч. зап. ЛГУ., 104, сер. геогр. наук, 5. — Серебряков И. Г. (1954). О методах изучения ритмики сезонного развития растений в геоботанических стационарах. В сб.: Докл. на совещ. по стационарн. геобот. исследованиям. — Серебряков И. Г. (1955). Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосеменных растений. Бюлл. МОИП отд. биол., 60, 3. — Серебряков И. Г. (1965). К изучению жизненных форм растений пустынной и тундровой зон СССР. В сб.: Проблемы совр. ботаники, II. — Талиев В. И. (1931). Основы ботаники в эволюционном изложении. — Флора Казахстана. (1961), V. — Флора СССР. (1946). XII. — Флора Туркмении. (1950), IV.

Институт ботаники Академии наук КазССР, Алма-Ата. (Получено 27 I 1969).

SUMMARY

The article comprises the results of the observations on the biology of *Astragalus paucijugus* under the conditions of the southern part of the Lake Balkhash Area carried out at the research station of the Institute of Botany of the Academy of Sciences of the Kazakh S.S.R.

Two periods of the life cycle, the virginal and the generative one are distinguished, as well as seven age groups. Each age group is characterized by a definite ratio between various types of shoots and by its own peculiar mode of shoot growth and also by a different per cent ratio between the rate of the longitudinal shoot growth and the death rate of shoots. Particulation becomes perceptible in the course of senescence of a plant. The total longevity in this species is 9, more rarely 12 years.

ТОМ 55 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1970, № 9

УДК 581.43+581.446.2 : 58 : 582.475.2 (253)

Л. А. Кирикова

РАЗМЕЩЕНИЕ ПОДЗЕМНЫХ ЧАСТЕЙ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ТРАВЯНО-КУСТАРНИЧКОВОГО ЯРУСА ЕЛОВОГО ЛЕСА

С 6 рисунками

L. A. KIRIKOVA. THE DISTRIBUTION OF SUBTERRANEAN PARTS OF CERTAIN SPECIES OF THE HERBAGE-DWARF-SHRUB LAYER IN A SPRUCE FOREST

В статье характеризуются биоморфологические особенности подземных органов семи видов растений травяно-кустарничкового яруса елового леса, приводятся данные о глубине залегания корневых систем и приуроченности их к почвенны горизонтам. Дана схема взаимного расположения корнеобитаемых слоев изученны видов, которая позволила представить подземное строение сообществ елового леса

Изучение подземного строения растительных сообществ (без чего наши представления о структуре растительного покрова были бы неполными) все больше привлекает внимание исследователей. Во многих работах задачей исследования является распределение всей подземной массы растений по почвенному профилю, для чего применяется широко распространенный метод монолитов. Сравнительно мало работ посвящено изучению размещения корневых систем отдельных видов, а именно знание их взаимного расположения у совместно обитающих растений поможет вскрыть характер их взаимоотношений. Кроме того, это позволит уточнить их экологические особенности и правильно оценить индикаторные свойства.

Данная работа является частью исследований структуры растительного покрова, проводимых лабораторией геоботаники Биологического института Ленинградского университета. Нами изучено размещение корневых систем семи видов травяно-кустарничкового яруса еловог леса — *Oxalis acetosella* L., *Majanthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt *Trientalis europaea* L., *Vaccinium myrtillus* L., *Vaccinium vitis-idaea* L *Hepatica nobilis* Gars. и *Rubus saxatilis* L. Как показывает перечисление сюда вошли доминанты елового леса, постоянные его компоненты, а такж растения, которые, строго говоря, нельзя назвать видами елового леса но встречающиеся здесь и интересные в экологическом отношени Работы проводились на территории Северо-Запада РСФСР в еловы лесах (кисличных, черничных, зеленомошных и в меньшей мере долгомошных и сфагновых).

Для изучения размещения корневых систем по почвенному профил мы использовали метод горизонтальной раскопки с последовательны вскрытием почвенных горизонтов, дополнив его траншейным методо (Лавренко, 1947; Шалыт, 1960, и др.). Раскопки проводились в предела пятна.[1] Растения каждого вида раскапывались отдельно. Кроме тог нами были заложены площадки 10×10 см и 15×15 см, где учитывалис все подземные органы видов травяно-кустарничкового яруса (до глубины, на которой еще встречались корневища). Учету подлежали: глубина залегания корневища или клубня, глубина проникновения корней, их длина, а также приуроченность к почвенному горизонту. У длиннокорневищных растений выбранные показатели измерялись в 10—20 точках, на основании чего выводились средние значения для пятна. Короткокорневищные растения (печеночница и костяника) и седмичник характеризовались по 3—5 экземплярам в каждом пятне. Для характеристики отдельных особей откапывались целые растения, измерялась длина их корневища, учитывались и другие признаки, не использованные в данной работе. Раскопки сопровождались зарисовками вертикальной и горизонтальной проекций отдельных растений и фрагментов травяно-кустарничкового покрова в целом. Число раскопок для разных видов различно. Раскопки кислицы были сделаны в 30 пятнах, майника — в 37, черники — в 24, брусники — в 28, седмичника — в 18, печеночницы — в 11, костяники — в 15 пятнах.

---

[1] Пятном мы называем участок напочвенного покрова в лесу, в пределах к торого соотношение доминантных видов травяно-кустарничкового и мохового п кровов остается неизменным (Ипатов и др., 1969).

Параллельно с изучением расположения корневых систем исследовались условия внешней среды; для всех участков имеются полные геоботанические описания.

Прежде всего охарактеризуем биоморфологические особенности подземных частей каждого из изученных видов и их размещение в почве. **Кислица** (*Oxalis acetosella* L.) имеет тонкое корневище буроватого цвета. Длина его у отдельных экземпляров достигала 60—70 см, но чаще оно было короче. Корневище усажено мясистыми чешуйчатыми остатками влагалищ листьев; иногда они собраны по нескольку штук и образуют своеобразные «узелки» (рис. 1).[1] От этих узелков отходят корни, очень тонкие и сравнительно длинные, ветвящиеся до 3—4-го порядка. Длина корней в среднем 8 см, отдельные достигают 25 см.

Корневище кислицы, как отмечают все предыдущие исследователи (Саркисова-Федорова, 1929; Крылова, 1953; Никитин и Гребенникова, 1961, и др.), располагаются горизонтально на небольшой глубине. По нашим данным, эта величина в среднем равна 1.5—2 см,[2] достигая максимум 5 см. Она довольно стабильна (коэффициент вариации $v=38\%$). Наблюдались случаи поверхностного расположения корневищ, что было отмечено еще Г. Н. Высоцким (1923). В этом случае оно приобретало зеленый цвет.

Корни кислицы, в отличие от корней других видов, отходят от корневища только в стороны или вниз. Не было отмечено ни одного случая (из 250 учетов), чтобы корни у растений этого вида шли вверх от корневища. Глубина расположения окончаний корней 3—5 см. Эта величина еще более стабильна ($v=25\%$).

Для каждого вида нами вычислялась величина, которую мы назвали мощностью или толщиной корнеобитаемого слоя данного вида. Эта высота вертикальной проекции корневой системы. Она определяется длиной корней и их направлением. У кислицы слой (расстояние между корневищем и окончанием корней) оказался в среднем 2 см, колеблясь в пределах от 1 до 5 см.

Изучение приуроченности подземной части кислицы к почвенным горизонтам показало, что корневище преимущественно лежит в лесной подстилке, и именно в ее средней части, лишь изредка — в верхней. В случае очень тонкой подстилки оно может находиться в верхней части минерального горизонта. Корни же располагаются в средней и нижней, наиболее разложившейся части подстилки, а также в верхней части минерального горизонта.

---

[1] Не имея возможности дать отдельные изображения всех корневых систем изучаемых видов, мы представили на рис. 1 вертикальный разрез в ельнике-кисличнике, где видны их особенности.

[2] Цифры, полученные в результате статистической обработки, приведены в табл. 1.

Из всего многообразия факторов внешней среды мы выбрали два, которые могут оказать влияние на глубину корневых систем — величину опада (верхней неразложившейся части лесной подстилки) и наличие мохового покрова. Можно предположить, что характер связи будет различен. Если между величиной опада и глубиной корневой системы должна существовать непрерывная количественная связь, то связь с моховым покровом носит скорее качественный, альтернативный характер, поскольку лишь при достаточной степени выраженности моховой покров может оказывать заметное влияние. Условно такой границей мы считаем 20—25% проективного покрытия мха.

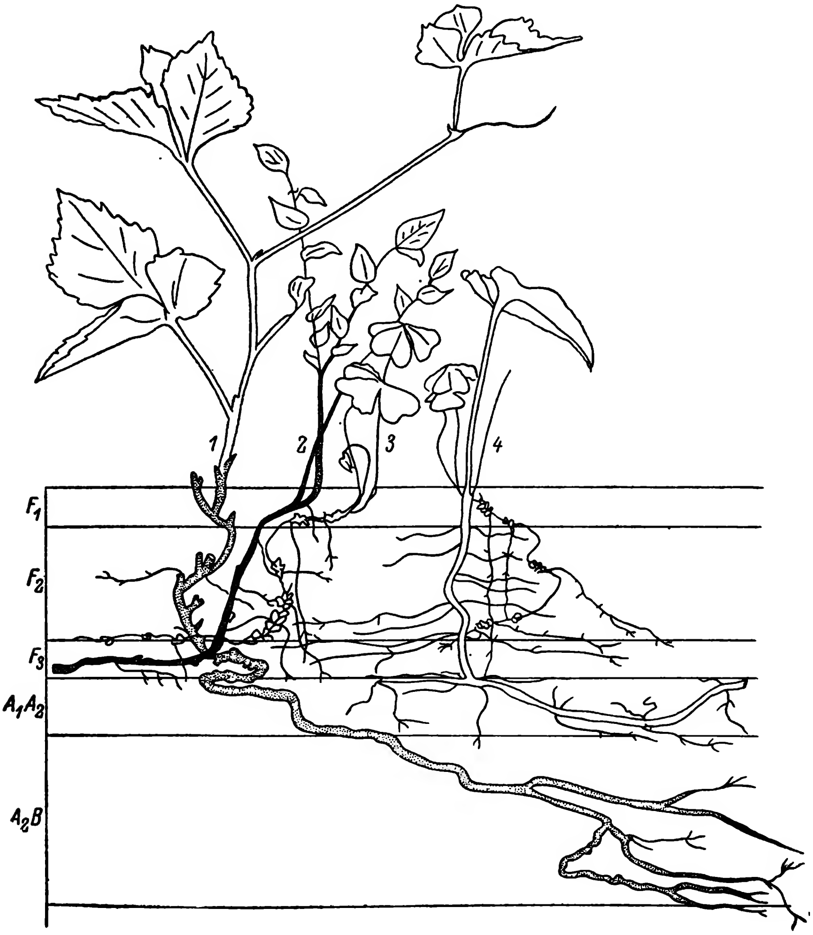


Рис. 1. Вертикальный разрез фрагмента травяно-кустарничкового яруса в ельнике-кисличнике, Ленинградская обл., 10 VII 1967. (Уменьшено в 4 раза).

1 — *Rubus saxatilis*; 2 — *Vaccinium myrtillus*; 3 — *Oxalis acetosella*; 4 — *Majanthemum bifolium*, F_1, F_2, F_3 — слои подстилки разной степени разложения.

Для выявления связи глубины расположения корневища кислицы с величиной опада была сделана довольно строгая выборка: взяты лишь случаи, когда моховой покров, который мог бы исказить картину, отсутствовал, а общая мощность подстилки была более 4 см. Связь, оцененная с помощью корреляционного отношения, оказалась прямой, тесной ($\eta = 0.75$) и достоверной. Следовательно, чем больше опад, тем глубже лежат корневища, а следовательно и корневая система кислицы.

При изучении влияния мохового покрова на глубину корневой системы кислицы был использован метод сравнения средних. Сравнение показало, что при наличии разницы в абсолютных значениях (табл. 1)

ТАБЛИЦА 1

Данные по размещению корневых систем некоторых видов травяно-кустарничкового яруса

Виды	Глубина залегания корневища (в см) $M \pm m$	Глубина проникновения корней (в см) $M \pm m$	Мощность корнеобитаемого слоя $M \pm m$	Пределы варьирования глубины корнеобитаемого слоя ($M + t_\sigma$ при $p = 0.95$)
Кислица	1.4 ±0.2 [1]	3.2 ±0.2	1.8 ±0.2	0—5.0
	2.0 ±0.4	4.6 ±0.5	2.4 ±0.3	0—8.3
Майник	3.6 ±0.4	6.0 ±0.6	3.3 ±0.3	0—9.9
	4.1 ±0.3	6.2 ±0.4	3.3 ±0.2	0.6—8.7
Черника	3.9 ±0.4	5.0 ±0.5	1.9 ±0.3	0—8.4
	4.9	6.0	—	—
Брусника	5.3 ±0.7	5.8 ±1.0	1.0 ±0.3	0—12.6
	5.5 ±0.5	6.5 ±0.4	1.2 ±0.2	1.6—9.2
Седмичник	1.6 ±0.3 [2]	6.1 ±0.6	4.6 ±0.7	0—9.7
	2.0 ±0.4	8.4 ±0.6	6.6 ±0.6	0—12.2
Печеночница	2.5	10.5 ±0.7	7.5	0—16.8
	—	—	—	—
Костяника	1.0	18.1 ±0.1	18.0	0—28.0

статистически эти величины не различаются. Следовательно, влияние мохового покрова отсутствует, но к этому вопросу мы еще вернемся.

Черника (*Vaccinium myrtillus* L.) и **брусника** (*V. vitis-idaea* L.) имеют сходные по морфологии и расположению в почве корневые системы. Их биоморфологические особенности подробно освещены в работах многих авторов (Авдошенко, 1949; Серебряков, 1955; Солоневич, 1956; Злобин, 1961, и др.), поэтому на них мы останавливаться не будем, а перейдем сразу к размещению подземных частей, чему в литературе уделено гораздо меньше внимания. Все исследователи отмечают поверхностное расположение подземных частей этих кустарничков, однако при характеристике глубины залегания их корневищ приводятся сильно различающиеся цифры. Это можно объяснить следующим образом: старые части корневища залегают глубоко, их глубина может составлять 30 см и более, молодые же ветви располагаются поверхностно, их глубина 4—5 см. В наших исследованиях учитывались именно эти участки корневищ, поскольку здесь у основания парциальных кустов сосредоточена основная масса тонких деятельных корней.

По нашим данным, глубина залегания корневища черники на участках, лишенных мохового покрова, в среднем составляет 4.0 см, колеблясь в пределах 1.5—8.5 см. В случае развитого мохового покрова она увеличивается до 5.0 см (3.5—8.0 см). Корневище брусники расположено несколько ниже — на глубине 5 см (2.5—8.0 см), а при развитом моховом покрове — на глубине 5.5 см (3.0—8.0 см). Корни этих кустарничков отходят от корневища во всех направлениях, в том числе и вверх от него, но главным образом они направлены в стороны. Поэтому средняя глубина окончания корней мало отличается от глубины залегания корневища (см. табл. 1). Это позволяет сделать вывод методического характера: при изучении расположения подземных частей данных видов можно ограничиться учетом только корневища, что сильно облегчает эту трудоемкую работу. Характером расположения корней, а также их сравнительно малой длиной можно объяснить незначительную толщину корнеобитаемых слоев этих довольно крупных растений. Сведения о длине корней и мощности корнеобитаемых слоев приведены в табл. 1.

---

[1] Верхний ряд — данные для участков без мохового покрова, нижний — с моховым покровом.

[2] Глубина расположения самых верхних корней.

Изучение приуроченности подземных частей черники и брусники к почвенным горизонтам показало, что корни и корневища этих видов лежат в одном почвенном горизонте, а именно в нижней части подстилки. У черники, имеющей более поверхностное залегание, часты случаи, когда корневище находится в среднем слое лесной подстилки, у брусники же оно чаще выходит в минеральный горизонт.

Так же как для предыдущего вида, глубина залегания корневищ сопоставлялась с мощностью опада. Проведенный корреляционный анализ не обнаружил достоверной связи между этими величинами, что довольно легко объяснить: корневища этих видов лежат достаточно глубоко, и величина опада для них безразлична. Моховой покров несколько увеличивает глубину залегания подземных частей.

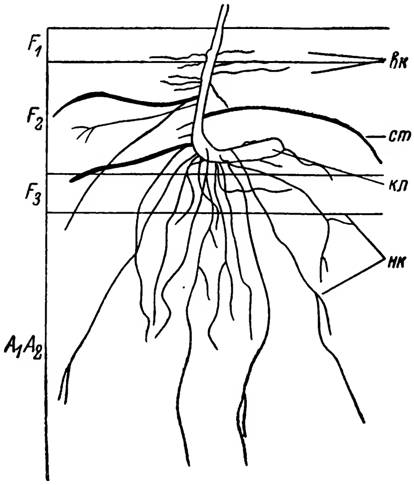


Рис. 2. Корневая система *Trientalis europaea*. Ельник-зеленомошник, Новгородская обл., 15 VII 1966. (Уменьш. 2).

кл — клубень; *ст* — столон; *вк* — верхние корни; *нк* — нижние корни. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

Седмичник (*Trientalis europaea* L.) относится к столонообразующим растениям. Подземная часть стебля заканчивается клубеньком, от которого под углом вниз отходят корни, ветвящиеся до 2—3-го порядка. Выше клубенька также отходят корни. Они меньше ветвятся, короче нижних и направлены часто горизонтально (рис. 2). Размножается седмичник при помощи столонов, отходящих от материнского клубня и формирующих на своих концах дочерние клубеньки. Подробно этот процесс описан И. Г. Серебряковым (1947), в работах В. Н. Голубева (1956) и Метсевайнио (Metsävainio, 1931). Метсевайнио характеризует также расположение корневых систем (с приведением цифрового материала) в условиях, отличных от наших, а именно на топяном болоте. Клубенек седмичника расположен в среднем на глубине 3 см от поверхности почвы. Эта величина довольно стабильна ($v=37\%$), колеблется в пределах от 1.5 до 5 см. Корни начинаются на глубине около 2.0 см, нижние оканчиваются на глубине 6—8 см. Таким образом, корнеобитаемый слой седмичника довольно велик по сравнению с другими видами, он равен 4—6 см. Клубенек всегда лежит в подстилке, в ее средней или нижней частях. Там же располагаются и верхние корни, нижние очень часто проникают в минеральный горизонт (по нашим данным, в 35% случаев).

Верхние и нижние (как мы их назвали) корни резко различаются своей длиной; поэтому для седмичника нельзя приводить одну общую среднюю длину корня. Корни, отходящие выше клубенька, в среднем 3 см длиной, а нижние вдвое длиннее — более 7 см (некоторые достигают 25 см); сравнение показало достоверную разницу.

Изучение зависимости глубины расположения подземных частей седмичника от мощности опада показало следующее. Положение клубеньков не связано с толщиной неразложившегося слоя подстилки. Глубина же, на которой начинаются корни, зависит от мощности опада (при толщине опада 0.5—0.8 см начало корней на глубине 1.5 см, при мощности опада 1.5—2.0 см — на глубине 2.6 см; разница достоверна). На участках, где развит моховой покров, подземные органы седмичника располагаются несколько глубже (см. табл. 1).

Майнику (*Majanthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt) мы посвятили отдельные работы (Кирикова и Спрингель, 1966; Ипатов и др., 1969), поэтому здесь приводим лишь некоторые сведения, чтобы иметь возможность сравнить этот вид с другими.

Майник имеет длинное, сильно ветвящееся корневище белого цвета (рис. 1). По всей длине корневища равномерно, «мутовками» по 4—5 штук, расположены короткие корни, которые почти не ветвятся и не имеют волосков. Расстояние между «мутовками» корней 2—3 см. У основания наземного побега «мутовки» сближаются, образуя скопления корней. Обращает на себя внимание радиальное расположение корней, они идут от корневища во все стороны. Длина корней невелика, в среднем 4 см, самые длинные достигают 7—9 см. Этот сильно варьирующий признак у майника довольно стабилен ($v=32\%$). Длина корневищ отдельных экземпляров майника достигает 4 м, что не совсем согласуется с данными других исследователей. О. В. Саркисова-Федорова (1929) указывает длину 129—165 см, Метсевайнио (1931) — 125 см (правда, он раскапывал майник в иных условиях — на топяных болотах). Корневище располагается в почве горизонтально, в среднем на глубине 4 см с возможными колебаниями от 2 см до 6 см. Эта величина довольно стабильна ($v=35\%$). Корни майника оканчиваются на глубине 6.0 см. Корневище чаще всего лежит в нижней части подстилки или в верхнем слое минерального горизонта, иногда в средней части подстилки. Глубина корневища майника также зависит от величины опада ($\eta=0.56$ и достоверно) и несколько увеличивается при наличии мохового ковра.

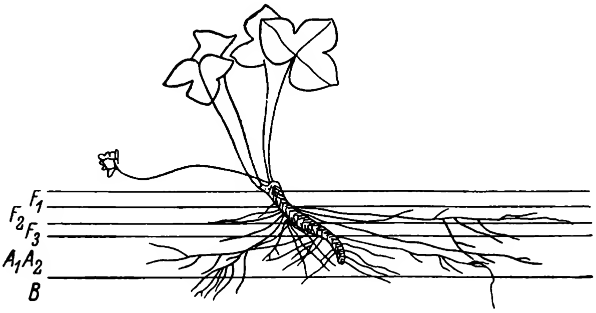


Рис. 3. Вертикальная проекция надземной и подземной частей *Hepatica nobilis*. Ельник богаторазнотравный, Новгородская обл., 19 VII 1966. (Уменьшено в 8 раз).

Обозначения те же, что на рис. 1.

Печеночница (*Hepatica nobilis* Gars.) отнесена к короткокорневищным видам. Подземная часть ее — довольно толстое, уходящее косо вниз корневище бурого цвета (рис. 3). Оно густо усажено длинными корнями, отходящими под углом вниз и в стороны. Корни покрыты многочисленными оттопыренными волосками, отчего корень приобретает вид распущенного шпагата. Число корней взрослой особи достигает 30—40, иногда 60. Длину корней характеризовать средней величиной не имеет смысла, так как она сильно варьирует: на одной особи встречаются корни длиной от 6 до 30 см. Длина корневища чаще всего 6—7 см, встречается до 15 см. Оно отмирает в своей базальной части, которая в отличие от живой имеет черный цвет. Верхний конец корневища лежит на глубине 2—2.5 см от поверхности, обычно в средней части подстилки. Корни оканчиваются в минеральном горизонте на глубине 10 см, иногда идут до глубины 15—17 см. Корнеобитаемый слой печеночницы в среднем 7.5 см.

Метод горизонтальной раскопки позволил учесть площадь, занимаемую одной особью. В плане, как видно на рис. 4, это эллипс или круг. Условная площадь, получаемая путем перемножения наибольших осей, колебалась в пределах от 60 до 1600 см^2 (особи брались примерно одновозрастные, было проведено 17 таких раскопок).

Костяника (*Rubus saxatilis* L.) обладает коротким деревянистым извилистым корневищем с многочисленными следами отмерших надземных побегов. Очень часто верхний конец его лежит прямо на поверхности почвы или на глубине 2 см. Размеры его колеблются в пределах 1.5—9.0 см. От корневища отходят корни, число их невелико, от 1 до 7, чаще 2—3. Корни длинные, особенно по сравнению со всеми предшеству-

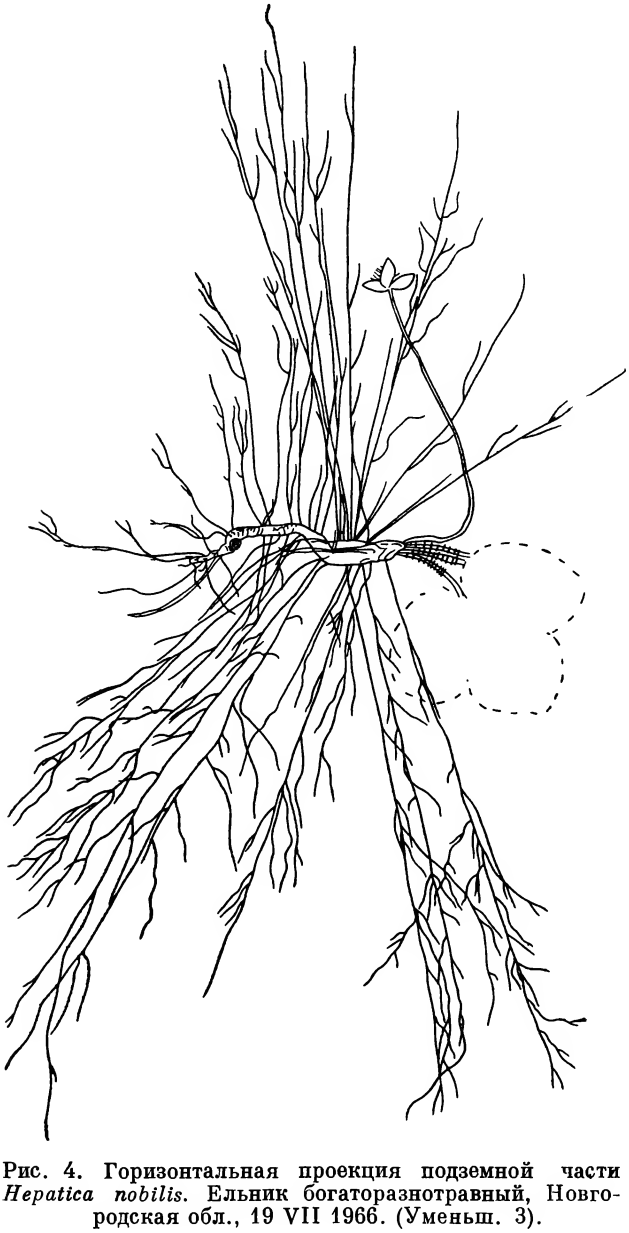


Рис. 4. Горизонтальная проекция подземной части *Hepatica nobilis*. Ельник богаторазнотравный, Новгородская обл., 19 VII 1966. (Уменьш. 3).

ющими видами; длина их — величина очень варьирующая. Наблюдаю разные случаи: корни одной особи одинаковой длины (27—30 см) и длина их резко различна (один корень 4 см, другой 60 см). Чтобы д общее представление о длине корней, можно сказать, что у 50% в учтенных корней (из 100) она находится в пределах от 11 до 30 см.

Интересно расположение корней костяники (рис. 1). Наиболее час случай, когда один корень идет глубоко вниз, иногда в горизонт и оканчивается на глубине 20 см. Остальные корни расположены го зонтально в подстилке; они многократно ветвятся, образуя сеть тон корешков. Корни, уходящие в глубину, совсем лишены мелких корешков, и только на конце они коротко ветвятся и образуют тонкие живые окончания зеленоватого цвета. Иногда корни вначале идут горизонтально, а затем опускаются в минеральный горизонт и там ветвятся. Связи характера расположения корневых систем с особенностями местообитания обнаружить не удалось.

Различия в морфологических особенностях корней костяники наводят на мысль об их различном функциональном назначении (горизонтальные, обильно ветвящиеся корни — питающие; расположенные наклонно — главным образом опорные).

У костяники самый большой корнеобитаемый слой (от начала корневища до окончания корней) — 18 см.

Таким образом, по расположению подземных органов костянику нельзя отнести к корнеподстилочным видам; однако следует учесть, что деятельная часть корней этого вида, видимо, часто находится в лесной подстилке.

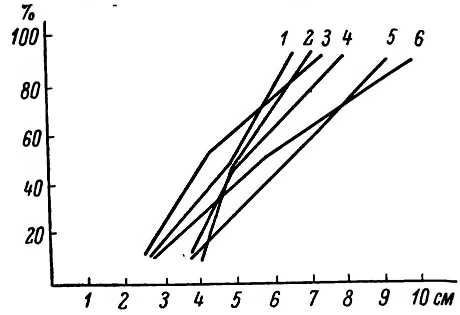


Рис. 5. Связь количества корней (в %) в подстилке с ее мощностью.

1 — *Vaccinium myrtillus*; 2 — *Majanthemum bifolium*; 3 — *Oxalis acetosella*; 4 — *Trientalis europaea*; 5 — *Hepatica nobilis*; 6 — *Vaccinium vitis-idaea*. *На оси абсцисс* — мощность подстилки (в см); *на оси ординат* — количество корней в подстилке (в %).

Чтобы закончить характеристику подземных органов изученных видов, необходимо остановиться на интересной работе эстонского геоботаника А. Кукка (Kukk, 1967), посвященной корневым системам ряда видов напочвенного покрова леса в разных типах местообитаний. В этой статье приведен большой цифровой материал, касающийся глубины корневых систем. Автором получены цифры, несколько отличные от наших, поскольку он учитывал максимальную глубину проникновения корней.

Из литературы известно, что корни большинства растений елового леса располагаются в лесной подстилке, что связано с наиболее благоприятным режимом питания в этом слое (высокое содержание питательных веществ, благоприятный водный и воздушный режим). Однако наблюдались случаи, когда корни изучаемых нами видов выходили за пределы подстилки и проникали в минеральные горизонты. Естественно было предположить, что это обстоятельство связано с мощностью подстилки. Было проведено сопоставление процента корней, лежащих в подстилке, с ее толщиной. График показал прямую связь для всех видов (рис. 5). Кроме того, связь количества корней, лежащих в подстилке, с ее мощностью была оценена с помощью корреляционного анализа. Связь оказалась прямой, достоверной и тесной: для кислицы $\eta = 0.67$, у брусники $\eta = 0.77$, у майника $\eta = 0.68$, у печеночницы $\eta = 0.48$. Полученный результат вполне естественный, иного трудно было и ожидать. Но это позволяет сделать вывод, что именно мощность подстилки и определяет положение подземных органов. У нас не наблюдалось ни одного случая, когда бы при большой мощности подстилки корни выходили в минеральные горизонты. Следовательно, при достаточной мощности подстилки все наши виды, кроме костяники, становятся настоящими корне-подстилочными видами.

Поскольку изученные нами виды различаются глубиной залегания корневищ и имеют различную толщину корнеобитаемого слоя, для каждого из них существует своя пороговая мощность подстилки, ниже которой корни будут выходить в минеральный горизонт. Необходимую величину подстилки мы определяли разными способами, прежде всего судили о ней по глубине проникновения корней. По этому признаку изученные виды образовали следующий ряд: кислица — 3.0 см, черника — 5.0 см, брусника, майник и седмичник — 6 см, печеночница — 10 см и костяника — 18 см. Эти цифры характеризуют среднюю глубину окончаний корней. Чтобы иметь возможность экстраполировать полученные данные, мы определяли размах варьирования этого признака и взяли верхнюю границу доверительного интервала ($M+t\sigma$), характеризующую возможную максимальную глубину проникновения корней; расчеты проводились при уровне достоверности $p=85\%$, который позволяет здесь учесть большинство случаев.

Были применены и другие способы расчета пороговой мощности подстилки: рассчитывался доверительный интервал самой подстилки, при которой корни выходят за ее пределы, а также вычислялась средняя глубина для трех самых глубоких корней в пятне.

Цифры, полученные разными способами, близки по значению и позволяют сделать следующий вывод. Мы можем, с малой степенью вероятности ошибиться, считать, что все подземные органы находятся в лесной подстилке, если мощность ее будет более указанных величин: для кислицы — 5 см, черники — 7 см, майника и седмичника — 8 см, брусники — 10 см, печеночницы — 15 см.

Познакомившись с особенностями расположения подземных органов отдельных видов, можно нарисовать картину их взаимного размещения. Прежде всего следует сравнить глубину залегания корневищ. По этому признаку длиннокорневищные виды образуют ряд: кислица—майник—черника—брусника. В табл. 2 приведены результаты оценки достоверности различий глубины залегания корневищ. Оказалось, что глубина залегания корневища кислицы достоверно отличается от глубины корневищ майника, черники и брусники. Различие глубины расположения корневищ майника и брусники имеют большую степень вероятности (более 90%). Достоверно не различаются глубины корневищ черники и майника, черники и брусники, т. е. они лежат на одной глубине.

Выводы, построенные на основании сравнения средних величин, хорошо подтверждаются данными, полученными другим способом. Раскопки на мелких площадках дали возможность сопоставить насыщенность корневищами изученных видов различных почвенных слоев. Оказалось, что соотношения длины корневищ в этих почвенных слоях вполне соответствуют их средней глубине залегания.

ТАБЛИЦА 2

Достоверность различий глубины залегания корневищ (подчеркнуты достоверные значения t)

Виды	Кислица	Майник	Черника
Майник . . .	$\underline{3.7}$	—	—
Черника . . .	$\underline{5.2}$	0.4	—
Брусника . .	5.0	2.0	1.6

Однако судить о взаиморасположении подземных органов только по положению их корневищ было бы неправильным. Гораздо важнее учесть размещение корней, что дает возможность сделать схему взаимного расположения корнеобитаемых слоев (рис. 6). Схема показывает, что корневые системы некоторых видов совсем не встречаются друг с другом. Таковы кислица и брусника. Чаще же всего слои одних видов накладываются на слои других, причем это наложение или (как мы назвали) зона контакта выражена в разной мере. Так, эта зона у кислицы с черникой и майником совсем незначительна, слои же черники и майника совпадают по глубине. Слои печеночницы, костяники и седмичника проходят через слои длиннокорневищных видов.

Такова картина взаимного расположения корневых систем по почвенному профилю, созданная на основе учета средних величин, однако, имея дело с такими величинами, следует помнить о варьировании признака, его возможных колебаниях в определенных пределах. Нами были вычислены возможные верхние и нижние границы корнеобитаемых слоев каждого вида при двух уровнях значимости (85 и 95%), которые изображены на схеме. Размах варьирования глубины, на которой располагаются корнеобитаемые слои, показывает, что слои всех видов могут налегать друг на друга, правда в разной степени. Учитывая также поверхностное расположение деятельных корней ели, показанное рядом авторов и в первую очередь в работах А. Я. Орлова (1959, 1960, 1966), можно прийти к выводу об отсутствии хорошо выраженной подземной ярусности в еловом лесу, которая позволила бы разграничить зоны питания компонентов, относящихся часто к разным жизненным формам. Подобное же заключение мы находим в работе В. Г. Карпова (1969).

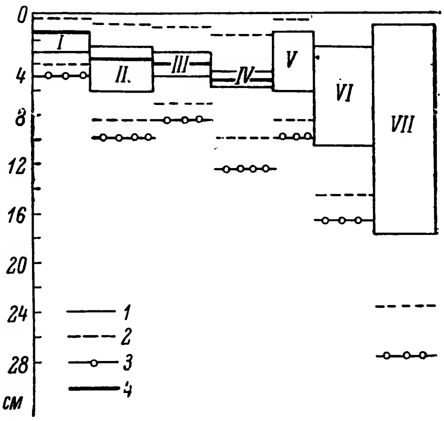


Рис. 6. Схема взаимного расположения корнеобитаемых слоев некоторых видов травяно-кустарничкового яруса.

I — *Oxalis acetosella*; II — *Majanthemum bifolium*; III — *Vaccinium myrtillus*; IV — *Vaccinium vitis-idaea*; V — *Trientalis europaea*; VI — *Hepatica nobilis*; VII — *Rubus saxatilis*; 1 — средние границы слоя; 2 — доверительный интервал при $p=0.85$; 3 — доверительный интервал при $p=0.95$; 4 — положение корневищ.

В заключение следует остановиться на особенностях расположения подземных частей изученных видов в разных типах леса. В табл. 3 приведены данные для некоторых типов леса, где проведена большая часть раскопок корневых систем. Они позволяют сделать следующие выводы. Во-первых, везде очень хорошо подтверждаются полученные данные о взаимном размещении корневищ по глубине; могут меняться местами лишь виды (чаще это майник и черника), глубина корневищ которых достоверно не различается. Во-вторых, обращает на себя внимание большая рассредоточенность корневищ в долгомошных и сфагновых ельниках. Если в ельниках на минеральном грунте корневища всех видов лежат близко друг к другу в небольшом слое подстилки, то при развитом моховом очесе расстояния между ними значительно уве-

ТАБЛИЦА 3

Глубина залегания корневищ видов травяно-кустарничкового яруса в разных типах леса

Типы леса	Глубина корневища (в см)				Мощность (в см), средняя и крайние значения	
	кислица	черника	брусника	майник	подстилка	опад
Ельник-кисличник	1.7	3.7	—	3.5	5.5 (2.5—7.5)	1.0 (0.5—2.5)
Ельник-черничник	3.1	4.4	7.2	4.3	9.8 (7—13)	1.7 (0.6—3.0)
Ельник зеленомошнокисличный	2.2	2.9	4.2	4.1	7.9 (3—12)	1.0 (0.5—2.0)
Ельник зеленомошночерничный	2.7	4.5	5.1	3.8	7.0 (2—15)	1.3 (0.5—3.0)
Ельник долгомошный	2.3	9.0	18.0	6.3	—	—
Ельник сфагновый	3.3	13.0	12.0	4.3	—	—

личиваются, что может быть связано с бедностью питания и необходимостью использовать бо́льший объем.

Сравнивать поведение вида в разных типах леса трудно, так как имеющийся материал не позволяет провести статистическую обработку. Однако средние цифры показывают, что в большинстве случаев нет разницы в глубине залегания подземных частей. Такая же картина наблюдается и в работе Кукка (1967). Это можно объяснить, в частности, значительной вариабельностью внутри одного и того же типа леса именно тех факторов внешней среды, которые оказывают влияние на глубину корневых систем. Однако для полного выяснения этого вопроса требуется дальнейшее исследование.

ЛИТЕРАТУРА

Авдошенко А. К. (1949). Биология северных брусничных. Уч. зап. Ленингр. гос. пед. инст., 82. — Высоцкий Г. Н. (1923). О моноподиально-корневищных травах. Тр. по прикл. бот. и селекц., XIII, 3. — Голубев В. Н. (1956). О закономерностях морфогенеза корневищ травянистых растений и некоторые вопросы их происхождения. ДАН СССР, 106, 2. — Злобин Ю. А. (1961). Строение и развитие клонов черники. Уч. зап. Моск. гос. пед. инст., каф. ботаники, 4. — Ипатов В. С., Л. А. Кирикова, И. В. Спрингель. (1969). К фитоценологии майника двулистного. Проблемы ботаники, 11. — Карпов В. Г. (1969). Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. — Кирикова Л. А., И. В. Спрингель. (1966). К изучению экологии *Majanthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt. Тез. докл. конф. «Механизмы биолог. процессов». ЛГУ. — Крылова М. И. (1953). Подземные органы некоторых лесных травянистых растений в различных типах леса. Тр. Брянск. лесохоз. инст., VI. — Лавренко Е. М. (1947). К методике изучени подземных частей фитоценозов. Бот. журн. СССР, 32, 6. — Никитин С. А. Е. Ф. Гребенникова. (1961). Стационарные исследования биогеоценоза сложного бора. Тр. Лабор. лесоведения, II, 1. — Орлов А. Я. (1959). Распределение со- сущих корней в толще переувлажненных почв еловых лесов в связи с условиям аэрации. Бюл. МОИП, отд. биолог., 64, 1. — Орлов А. Я. (1960). Влияние почвенных факторов на основные особенности некоторых типов леса южной тайги. Бюл. МОИП, отд. биолог., 65, 3. — Орлов А. Я. (1966). Влияние избытка влаги и други почвенных факторов на корневые системы и продуктивность еловых лесов южно тайги. В сб.: Влияние избыточного увлажнения почв на продуктивность лесов. — Саркисова-Федорова О. В. (1929). К биологии травяного покрова еловы лесов. В сб.: Очерки по фитосоциологии и фитогеографии. — Серебряков И. Г. (1947). О ритме сезонного развития растений подмосковных лесов. Вестн. Моск. го унив., 6. — Серебряков И. Г. (1955). Основные направления эволюции жизне ных форм у покрытосеменных растений. Бюл. МОИП, отд. биолог., 60, 3. — Соло невич Н. Г. (1956). Материалы к эколого-биологической характеристике болотны трав и кустарников. В сб.: Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоени 2. — Шалыт М. С. (1960). Изучение подземных частей компонентов растительны сообществ. В кн.: Полевая геоботаника, II. — Kukk A. (1967). Mönede alustaimes tiku liikide juurestikust erinevates metsacasvukohatuupides. Eesti nsv teaduste Aka deemia juures asuva loodudsuurijateseltsi aastaraamat, 58. — Metsävainio (1931). Untersuchungen über das Wurzelsystem der Moorpflanzen. Ann. Bot. So «Vanamo», I, 1.

Ленинградский государственный университет. (Получено 2 VII 1969).

SUMMARY

The present work is devoted to the root systems of the following seven speci of plants, belonging to the herbage-dwarfshrub layer in a spruce forest: *Oxalis acet sella* L., *Majanthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Trientalis europaea* L., *Vacciniu myrtillus* L., *V. vitis-idaea* L., *Hepatica nobilis* Gars., *Rubus saxatilis* L. It is show that the root systems of herbage plants and dwarf-shrubs are confined to the fore litter, provided the latter be sufficiently thick. The threshold value of its thickne below which the roots penetrate into the mineral horizon, was calculated for ea of these species by means of statistical methods. A correlation is established in th study between the penetration depth of root systems and the quantity of litter-fa as well as the thickness of the moss cover. As it is shown by the scheme of the m tual dislocation of the subterranean organs of the species studied, the rhizospher of different species overlap, which suggests the conclusion about the absence distinct stratification in the subterranean parts in spruce-forest phytocoenoses.

ТОМ 55 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1970, № 9

УДК 576.1 : 638.19 : 582.5/9

Н. Н. Благовещенская

ЭВОЛЮЦИЯ ПЧЕЛООПЫЛЕНИЯ У ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ В СВЕТЕ ТЕОРИИ СОПРЯЖЕННОЙ ЭВОЛЮЦИИ

С 2 рисунками

N. N. BLAGOVESHCHENSKAYA. THE EVOLUTION OF POLLINATION IN ANGIOSPERMS IN THE LIGHT OF THE THEORY OF MUTUALLY ADAPTIVE PARALLEL EVOLUTION

Сделана попытка использовать гипотезу о периодической активности ядра нашей Галактики для объяснения внезапного появления в середине мелового периода покрытосеменных растений и высших отрядов насекомых. Энтомофилия и анемофилия, по мнению автора, в равной степени вторичны по отношению к первичному неспециализированному способу опыления покрытосеменных.

Эволюция органической жизни на Земле на всех этапах развития науки привлекала к себе самое пристальное внимание. Новые горизонты науки открывают и новые возможности в изучении и объяснении давно уже поставленных вопросов, касающихся эволюции живых организмов Земли.

Последние достижения науки о строении Вселенной дают возможность иначе взглянуть на эволюцию живых организмов Земли. В. Богословский (1967), на основании соответствующих вычислений и исследований, высказал гипотезу, что солнечная система в своем движении по орбите вокруг центра нашей галактики в определенных районах пересекает потоки частиц высоких энергий («спиральные рукава»), истекающие из ядра галактики. Он предположил, что это вызывает повышение радиации на Земле и, как следствие этого, развитие горообразовательных процессов с выбросом радиоактивного пепла. Повышение радиации должно было привести к массовой гибели существовавших тогда животных и растений. Последняя такая встреча Земли с потоком частиц высоких энергий, по вычислениям В. Богословского, произошла 70 млн лет назад. Если это так, то следы сильной радиации могли сохраниться в окаменелых костях древних животных. Сотрудники Палеонтологического музея АН СССР А. П. Рыбкин и К. К. Флеров и сотрудники Института ядерной физики Московского университета заинтересовались этой гипотезой и провели исследование окаменелых остатков животных на радиоактивность. Результаты их исследований см. на рис. 1. Кости динозавров и диноцерат, найденные в слоях, отложившихся на границе нижнего и верхнего мела, т. е. 60—70 млн лет назад, показали исключительно высокую радиоактивность (причем для всех районов раскопок).

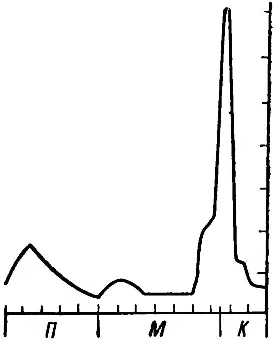


Рис. 1. Динамика радиоактивности окаменелых остатков животных (по В. В. Богословскому).

п — палеозой (400 млн лет), *м* — мезозой (185 млн лет), *к* — кайнозой (70 млн лет).

В. А. Амбарцумян (1969) указывает на фундаментальную роль ядра в жизни галактик; ядро нашей галактики проявляет свою активность периодическими радиоизлучениями.

Все вышеприведенное натолкнуло меня на мысль применить гипотезу В. Богословского к объяснению внезапного появления и расцвета в середине мелового периода покрытосеменных растений и высших отрядов насекомых.

Появление на Земле покрытосеменных растений — один из наиболее важных моментов в истории органической жизни на нашей планете. Факт внезапного появления покрытосеменных был предметом раздумий многих ученых, пытавшихся найти ему правильное объяснение (Голенкин, 1927; Дарвин, 1950; Тахтаджян, 1961; Малышев, 1963). Еще Дарвин (1950) писал об «отвратительной тайне», которой покрыта проблема происхождения покрытосеменных. Таким образом, эта проблема занимает умы ученых уже более 100 лет.

Гипотезой указанных астрофизиков, как мне кажется, как нельзя лучше объясняется факт одновременного и такого резкого изменения в составе фауны и флоры. Сильная радиация, по-видимому, погубила большинство видов древовидных папоротников и голосеменных растений. Покрытосеменные, которые к периоду космического облучения (т. е. примерно 70 млн лет тому назад) только начали формироваться, оказались в лучшем положении, так как они обладали двойным оплодотворением и мегаспорофиллы их были иными, чем у голосеменных. Здесь уместно привести взгляды М. И. Голенкина (1927) и Н. В. Первухиной (1967). Они рассматривают завязь как темную и влажную камеру, которая гарантирует семяпочки от опасности высыхания. Я думаю, что завязь в какой-то мере снизила также проникновение губительной радиации. Благодаря этому покрытосеменные растения не только не погибли в тот критический период в жизни нашей планеты, но и смогли относительно быстро стать господствующей группой.

Насекомые известны тоже с более ранних геологических периодов. К мелу, т. е. к периоду увеличения радиоактивных излучений, у насекомых уже был целый ряд свойств, препятствовавших проникновению радиации в их тело. А именно у них сформировалась хитиновая кутикула, включающая пигмент меланин. И 70 млн лет тому назад выжили именно те формы, которые содержали меланин в достаточном количестве. По данным Б. Н. Шванвича (1949), меланин защищает клеточные элементы от вредного лучевого воздействия. Низшие мелкие млекопитающие тоже тогда сохранились, так как они жили в норах, а в их коже и шерсти содержался тот же пигмент меланин, защищавший их от губительного действия ультрафиолетовых лучей. Кроме того, меланин, играя определенную роль в метаболизме, видимо, нейтрализует вредное действие радиации.

Может быть, этим наряду с другими причинами и объясняется то, что на Земле в период прохождения ее через поток частиц высоких энергий сохранились покрытосеменные, насекомые, птицы и млекопитающие, а в дальнейшем они получили возможность бурного развития на освободившихся просторах планеты. Вся эта совокупность организмов, естественно развивавшихся в зависимости друг от друга, составила новую биогеосферу Земли. И, конечно, на этом этапе ни о какой специализации одних организмов по отношению к другим не могло быть и речи.

Древние покрытосеменные растения не имели специализированных опылителей, а использовали для перекрестного опыления и ветер, и насекомых, и птиц, и млекопитающих. В подтверждение этого взгляда можно привести данные Н. В. Первухиной (1967). По ее мнению, строение цветков представителей древних семейств — винтеровых, дегенериевых, гимантандовых, троходендровых указывает на то, что опылялись они самыми различными способами — и ветром, и насекомыми, и другими агентами зоофилии. Специализация покрытосеменных к какому-либо определенному агенту опыления, как следствие сопряженной эволюции, возникла уже на значительно более поздних этапах исторического развития. Поэтому и энтомофилия и анемофилия в равной степени вторичны по отношению к первичному неспециализированному способу опыления покрытосеменных растений. И вполне справедливо мнение, что нет резкой границы между ветроопылением и насекомоопылением (Кернер, 1902; Pohl, 1937; Первухина, 1967). Схема распределения способов опыления представлена на рис. 2.

Меня, как энтомолога-апидолога, особенно интересуют вопросы энтомофилии, и в частности апидофилии (пчелоопыления). Среди пчелиных (в моей коллекции имеется 176 видов) самое большое число видов — полиантофилы. Они посещают почти все цветущие растения ради сбора пыльцы и нектара. Значительно меньшее число — олигоантофилов. Они приурочены к растениям определенных семейств и отличаются целым рядом морфологических особенностей, которые становятся понятными только на фоне морфологии цветков излюбленного семейства. И третья, самая меньшая группа, моноантофилы. У них очень узкая морфологическая и биолотическая приспособленность к определенному роду растений — это результат очень далеко зашедшей сопряженной эволюции. Достаточно сказать, что только при питании пыльцой этого определенного рода растений могут развиваться их личинки и даже личинки паразитов этих пчел. Узкая специализация олиго- и монофилов несомненно явление вторичное.

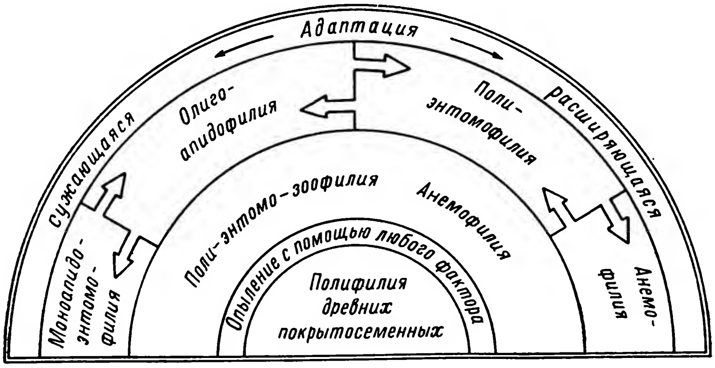


Рис. 2. Соотношение различных способов опыления у покрытосеменных.

ЛИТЕРАТУРА

Амбарцумян В. А. (1969). Ядра галактик. Земля и Вселенная, 2. — Богословский В. (1967). Отчего погибли динозавры. Комсомольская правда, 5 IV. — Голенкин М. И. (1927). Победители в борьбе за существование. — Дарвин Ч. (1950). Избранные письма. М. — Кернер А. (1902). Жизнь растений. 2. — Малышев С. И. (1963). Дикие опылители на службе у человека. — Первухина Н. В. (1967). Опыление первичных покрытосеменных и эволюция способов опыления. Бот. журн., 52, 2. — Тахтаджян А. Л. (1961). Происхождение покрытосеменных растений. — Шванвич Б. Н. (1949). Курс общей энтомологии. — Pohl F. (1937). Die Pollenerzeugung der Windblüter. Beihefte Bot. Centralbl., LVI, A, 2—3.

Ульяновский педагогический институт. (Получено 30 VII 1969).

SUMMARY

An attempt is made to use the hypothesis of the periodic activity of the nucleus of our Galaxy and of its effect on the evolution for the explanation of a sudden appearance of angiosperms and of higher orders of insects in the middle of the Cretaceous Perod. According to the author's view, both entomo- and anemophily are equally secondary with recpect to the initial non-specialized mode of pollination in a angiosperms.

УДК 541.9 : 58 (234.85)

Н. В. Алексеева-Попова

ЭЛЕМЕНТАРНЫЙ ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ РАСТЕНИЙ ПОЛЯРНОГО УРАЛА, ПРОИЗРАСТАЮЩИХ НА РАЗНЫХ ГОРНЫХ ПОРОДАХ

N. V. ALEXEYEVA-POPOVA. THE ELEMENTARY CHEMICAL COMPOSITION OF PLANTS OF THE POLAR URALS GROWING ON DIFFERENT ROCKS

На ультраосновном массиве Рай-Из по сравнению со сланцевой горой вдвое меньше число видов и иной характер растительных формаций. Сравнивалось содержание макро- и микроэлементов в растениях на обоих массивах. Выявленные различия в химическом составе растений связаны с различиями химического состава почв и подстилающих горных пород. Высказано предположение, что повышенное содержание Ni и Cr и неблагоприятное соотношение Ca и Mg являются причиной уменьшения численности видов на ультраосновном массиве по сравнению со сланцевыми горами.

В разных географических областях, в том числе и на Полярном Урале, растительный покров на ультраосновных горных породах отличается своеобразием (Сочава, 1927; Городков, 1935; Игошина, 1960, и др.). Так, на ультраосновном массиве Рай-Из Полярного Урала, сложенном перидотитами и оливинитами, вдвое меньше численность видов и иной характер растительных формаций по сравнению со Сланцевой горой, сложенной зелеными, кристаллическими, метаморфическими сланцами (Игошина, 1966).

Флора Рай-Иза представлена видами, общими для растительности обеих гор, а также видами, обычными для ультраосновных массивов Урала, не встречающимися на сланцах. С другой стороны, многие широко распространенные на сланцах виды не растут на ультраосновных породах. Одной из возможных причин этого являются различия в химическом составе горных пород.

Это побудило нас исследовать элементарный химический состав растений, почв и подстилающих пород ультраосновного (гипербазитового) и сланцевого массивов. Данные по содержанию микроэлементов в некоторых видах растений и в субстратах из мест их произрастаний опубликованы ранее (Парибок и Алексеева-Попова, 1966). Ультраосновные породы и почвы на них отличаются от сланцев и сформированных на них почв повышенным содержанием Mg, Fe, Ni и Cr. Метаморфические сланцы и почвы на них богаче Sr, Ba, Ca.

На обеих горах в сходных местообитаниях были собраны образцы растений 37 общих для них видов, 19 видов, произрастающих на ультраосновных породах, и 15 видов — на сланцах. Растения мы собирали с 5 VII по 20 VIII 1967 г. в фазе цветения, без учета возраста; 30 видов проанализировано по органам.

Содержание макроэлементов определяли колориметрическим и пламенно-фотометрическим методами (см. Hutton a. Nye, 1958), микроэлементы — эмиссионным спектральным методом, как в предыдущей работе (Парибок и Алексеева-Попова, 1966).

В табл. 1 приведен элементарный состав некоторых видов растений, не изученных нами ранее. Среднее содержание элементов во всех изученных растениях одной биологической группы на каждой горной породе, включая данные предыдущей работы, представлено в табл. 2.

Азот. Высшие растения накапливают в среднем 1—3% N в сухом веществе; меньше всего азота содержат злаки, в среднем 1.2% в надземной части. Споровые растения гораздо беднее высших азотом: в лишайниках среднее содержание N — 0.58%, а в мхах — 0.77%. Растения, произрастающие на ультраосновных породах, накапливают столько же азота, сколько растения той же биологической группы на сланцах. Для разнотравья, например, эта величина составляет 2.8% на гипербазитах и 3.1% на сланцах.

Фосфор. Среднее содержание его в растениях Полярного Урала 0.25% в сухом веществе, причем споровые растения мало отличаются по содержанию фосфора от высших. Наименьшие количества фосфора обнаружены в надземной части осок — 0.09% на гипербазитах и 0.19% на сланцах. У растений некоторых биологических групп на ультраосновных породах содержание P несколько ниже, чем в растениях на сланцах, но эти различия незначительны.

Калий. Высшие растения содержат значительно бо́льшие количества K, чем споровые, в которых среднее его содержание составляет 0.17%. Максимальное количество K накапливается в листьях разнотравья — около 2% в сухом веществе. Листья кустарничков и осок на гипербазитах несколько богаче K, чем эти же растения на сланцах, а злаки и разнотравье, наоборот, беднее.

Натрий. Все растения, произрастающие на ультраосновных породах, содержат меньше Na, чем растения на сланцах. Для высших растений на этих породах содержание Na составляет соответственно в среднем 0.11 и 0.29% в сухом веществе надземной части. Наименьшие различия в содержании Na в растениях, произрастающих на разных горных породах, обнаружены у осок и злаков.

Кальций. Растения на гипербазитах значительно беднее Ca, чем растения на сланцах. Лишь осоки и злаки составляют в этом отношении исключение: в надземной части осок на гипербазитах и сланцах содержится одинаковое количество Ca; в злаках на гипербазитах ненамного меньше Ca, чем на сланцах. Листья кустарничков на гипербазитах вдвое, а листья и стебли разнотравья втрое беднее Ca, чем растения, произрастающие на сланцах. Споровые растения на гипербазитах содержат примерно в 2 раза меньше Ca по сравнению с растениями со сланцев. Содержание Ca в мхах довольно высокое, 0.48% — на гипербазитах и 1% — на сланцах.

Магний. Значительные различия в содержании Mg в растениях, произрастающих на ультраосновных породах и сланцах, отмечены для всех биологических групп, кроме осок. Осоки содержали 0.3% Mg в сухом веществе надземной части растений на обеих горных породах. Надземные части злаков на гипербазитах накапливают втрое больше Mg, чем растения на сланцах (0.36 и 0.12% в сухом веществе соответственно). Листья кустарничков на ультраосновном массиве оказались в 2 раза богаче Mg, чем листья кустарничков со сланцев.

Различия в содержании Ca и Mg в растениях на разных горных породах приводят, естественно, к изменению соотношения этих элементов. Для растений на гипербазитах величина отношения Ca/Mg меньше единицы либо незначительно выше и не превышает 1.3, у растений на сланцах она колеблется в пределах от 1.3 до 5.2.

Микроэлементы. Основные закономерности в накоплении микроэлементов растениями на определенной горной породе, отмеченные при анализе группы общих для обеих гор видов (Парибок и Алексеева-Попова, 1966), оказались справедливыми для всех изученных видов Полярного Урала.

ТАБ

Содержание химических элементов в ра

Биологические группы растений		Виды	Часть растения	Горная порода	Процент золы	Процент в абсолют		
						N	P	K
Кустарнички		*Andromeda polifolia* L.	Листья	Гипербазиты	4.1	1.1	0.18	0.31
		Phyllodoce coerulea (L.) Bab.	То же	Сланцы	3.6	1.4	0.17	0.80
		Harrimanella hypnoides (L.) Cov.	Вегетативная надземная часть	»	3.6	0.9	0.14	0.23
		Arctous alpina (L.) Nied.	Листья	Гипербазиты	2.7	1.5	0.13	0.60
				Сланцы	4.2	1.5	0.20	1.0
		Salix nummularia Anderss.	То же	»	5.5	2.4	0.38	1.3
		S. reticulata L.	» »	»	9.1	2.5	0.30	1.5
		S. reptans Rupr.	» »	Гипербазиты	5.9	2.6	0.31	1.3
Травы	Разнотравье	*Polygonum viviparum* L.	Листья и стебли	Сланцы	6.6	1.7	0.26	1.6
		Dianthus repens Willd.	То же	Гипербазиты	5.0	2.1	0.25	1.3
		Arabis septentrionalis N. Busch	» »	»	7.6	2.6	0.41	1.9
		Alyssum biovulatum N. Busch	» »	»	6.1	1.8	0.26	1.3
		Cochlearia arctica Schlecht.	» »	»	10.0	2.9	0.36	1.7
		Pedicularis amoena Adam ex Stev.	» »	Сланцы	8.6	3.3	0.47	2.3
		P. sudetica Willd.	» »	Гипербазиты	7.0	0.8	0.24	1.6
		P. oederi Vahl.	» »	»	8.3	3.4	0.43	1.6
				Сланцы	8.9	2.6	0.43	1.5
		Campanula rotundifolia L.	» »	»	5.4	3.1	0.35	1.6
		Myosotis asiatica Schischk. et Serg.	Листья и стебли	Гипербазиты	9.9	+	+	3.3
		Armeria maritima (Mill.) Willd. ssp. *labradorica* (Wallr.) Hult.	То же	»	9.5	+	+	+
		Tofieldia pusilla (Michx.) Pers.	» »	Сланцы	5.9	+	+	+
		Saussurea alpina (L.) DC.	» »	»	11.7	+	+	4.2
		Luzula confusa Lindb.	» »	»	6.1	+	+	+
		L. nivalis Laest.	» »	Гипербазиты	4.0	+	+	+
	Злаки	*Festuca supina* Schar.	» »	»	7.7	0.82	0.20	0.64
				Сланцы	3.5	1.1	0.20	0.98
		F. cryophila V. Krecz. et Bobr.	» »	Гипербазиты	5.3	1.1	0.22	0.80
		Poa arctica R. Br.	» »	Сланцы	4.1	1.4	0.31	1.9
		P. alpigena (Fries) Lindm. f. *vivipara* Roshev.	» »	Гипербазиты	3.7	1.8	0.35	1.4
		Hierochloe alpina (Liljebl.) Roem. et Schult.	» »	Сланцы	5.0	1.8	0.23	1.3
		Deschampsia brevifolia R. Br.	» »	Гипербазиты	9.5	0.8	0.25	0.91
		Koeleria asiatica Domin	» »	»	10.4	1.0	0.13	1.0

---

[1] Знак «—» означает, что элемент не обнаружен; знак «+» — элемент не определе

ЛИЦА 1

стениях на разных горных породах

но сухом веществе			Ca/Mg	Процент в золе						
Na	Ca	Mg		Fe	Mn	Cu	Ni	Cr	Sr	Ba
0.22	1.2	0.37	3.2	0.5	0.3	0.01	0.04	0.01	0.03	0.3
0.10	1.3	0.17	7.6	0.6	1.0	0.02	0.008	—	0.01	0.1
0.22	1.2	0.17	7.0	3.0	0.5	0.02	0.025	—	0.02	0.15
0.17	1.4	0.25	5.6	0.2	0.2	0.01	0.03	0.003	0.01	0.15
0.20	1.7	0.14	12	0.2	0.15	0.01	0.008	—	0.03	0.6
0.40	2.0	0.35	5.7	0.5	0.5	0.01	0.02	—	0.03	0.04
0.40	2.3	0.26	8.8	0.2	0.06	0.007	0.008	—	0.03	0.006
0.10	0.4	0.40	1.0	0.5	0.15	0.007	0.08	0.007	0.001	0.002
0.23	1.9	0.41	4.7	0.2	0.1	0.005	0.03	—	0.04	0.15
0.03	0.13	0.70	1.8	0.45	0.09	0.01	0.05	0.01	0.002	0.004
0.14	1.0	0.94	1.0	0.6	0.04	0.003	0.04	0.015	0.002	0.003
0.22	1.7	0.90	1.9	2.0	0.09	0.01	0.2	0.02	0.006	0.01
0.30	1.5	1.5	1.0	0.35	0.03	0.002	0.02	0.005	0.007	0.002
0.49	2.7	0.42	6.3	0.6	0.07	0.008	0.01	0.006	0.03	0.04
0.05	0.14	1.1	0.1	0.2	0.45	0.01	0.05	—	0.002	0.002
0.12	0.45	1.0	0.4	2.0	0.07	0.007	0.2	0.02	0.001	0.003
0.22	1.7	0.34	5.0	0.7	0.45	0.02	0.02	—	0.03	0.09
0.35	0.3	0.23	1.3	0.5	0.08	0.008	0.008	—	0.02	0.1
0.58	0.6	+	+	0.3	0.04	0.008	0.008	0.005	0.03	0.2
+	+	+	+	2.0	0.09	0.005	0.1	0.01	0.003	0.009
+	+	+	+	0.6	0.2	0.006	0.009	—	0.025	0.03
0.35	1.6	+	+	0.2	0.1	0.01	0.02	—	0.07	0.04
+	+	+	+	0.9	0.4	0.006	0.01	—	0.015	0.09
+	+	+	+	0.5	0.3	0.005	0.07	0.02	0.002	0.01
0.10	0.27	0.17	1.5	0.5	0.07	0.006	0.06	0.02	0.002	0.008
0.10	0.39	0.10	3.9	0.5	0.8	0.01	0.008	—	0.008	0.05
0.05	0.22	0.26	0.8	0.3	0.05	0.006	0.07	0.015	0.003	0.006
0.09	0.39	0.15	2.6	0.07	0.1	0.005	0.008	—	0.02	0.05
0.04	0.08	0.17	0.47	0.2	0.07	0.01	0.03	—	0.01	0.06
0.12	0.53	0.12	4.4	0.6	0.4	0.01	0.02	—	0.01	0.04
0.03	0.12	0.22	0.5	2.0	0.15	0.009	0.07	0.05	0.003	0.01
0.09	0.21	0.74	0.28	2.0	0.1	0.006	0.1	0.1	0.015	0.04

лялся.

Биологические группы растений		Виды	Часть растения	Горная порода	Процент золы	Процент в абсолют		
						N	P	K
Травы	Осоки	*Carex rupestris* Bell. ex All.	Листья и стебли	Гипербазиты Сланцы	8.5 4.7	2.4 1.9	0.08 0.12	0.40 0.65
		C. melanocarpa Cham. ex Trautv.	То же	Гипербазиты	5.7	2.0	0.09	0.51
		C. sabynensis Less. ex Kunth.	» »	Сланцы	5.7	1.8	0.27	0.13
		C. ledebouriana C. A. Mey. ex Trev.	» »	Гипербазиты Сланцы	5.7 6.9	1.2 3.0	0.13 0.18	1.1 0.25
	Папоротники	*Asplenium viride* Huds.	Надземная часть	Гипербазиты	4.1	1.9	0.30	0.52
		Dryopteris fragrans (L.) Schott.	То же	Сланцы	4.4	1.4	0.30	0.96
Мхи		*Tomenthypnum nitens* (Hedw.) Loeske.	» »	Гипербазиты Сланцы	5.0 6.1	0.82 0.80	0.26 0.28	0.28 0.24
		Hylocomium splendens (Hedw.) Br., Sch. et Gmb.	» »	Гипербазиты Сланцы	3.2 4.1	0.87 0.87	0.35 0.29	0.20 0.31
		Rhytidium rugosum (Hedw.) Kindb.	» »	»	4.6	0.85	0.31	0.32
Лишайники		*Cetraria nivalis* (L.) Ach.	Живые части растения	Гипербазиты Сланцы	1.5 1.6	0.52 0.40	0.09 0.21	0.16 0.20
		C. hiascens (Fr.) Th.	То же	Гипербазиты	1.7	0.80	0.15	0.20
		C. tillesii Ach.	» »	»	3.2	0.52	0.14	0.07
		Alectoria nigricans (Ach.) Nyl.	» »	Гипербазиты Сланцы	0.8 1.2	0.53 0.60	0.29 0.34	0.10 0.20
		Cladonia sylvatica (L.) Hoffm.	» »	Гипербазиты Сланцы	2.8 1.3	0.56 0.50	0.15 0.32	0.09 0.13
		C. rangiferina (L.) Web.	» »	Гипербазиты Сланцы	2.7 1.6	0.49 0.42	0.25 0.38	0.05 0.10
		Thamnolia vermicularis (Sw.) Ach.	» »	Гипербазиты Сланцы	1.4 3.9	+ +	+ +	+ +

Растения всех биологических групп, произрастающие на ультраосновных породах, накапливают больше железа по сравнению с растениями на сланцах. Так, листья и стебли разнотравья на гипербазитах в 2.5 раза богаче Fe, чем разнотравье на сланцах. Наименьшие различия отмечены для листьев кустарничков.

На ультраосновных породах растения накапливают также значительно больше никеля и хрома, чем растения на сланцах. Максимальное количество никеля обнаружено в листьях и стеблях разнотравья на гипербазитах — в среднем 0.25% в золе, что в 25 раз превышает содержание Ni в листьях и стеблях разнотравья на сланцах. Листья кустарничков, мхи и лишайники на гипербазитах содержат в 5—6 раз, а злаки и осоки в 8—10 раз больше Ni, чем растения этой же биологической группы на сланцах.

Хром найден в абсолютном большинстве растений на ультраосновных породах и в небольшом числе образцов растений на сланцах, где содержа-

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

но сухом веществе			Ca/Mg	Процент в золе								
Na	Ca	Mg		Fe	Mn	Cu	Ni	Cr	Sr	Ba	Ti	Pb
0.10	0.25	0.37	0.67	2.0	0.2	0.008	0.08	0.08	0.002	0.01	0.1	0.009
0.10	0.50	0.91	0.55	0.6	0.3	0.006	0.008	—	0.03	0.02	0.1	0.005
0.04	0.61	0.22	2.7	0.9	0.2	0.005	0.07	0.03	0.003	0.02	0.06	0.005
0.13	0.58	0.10	5.8	0.5	0.4	0.01	0.01	—	0.01	0.1	0.09	0.007
0.04	0.14	0.33	0.42	0.2	0.05	0.004	0.03	0.004	0.003	0.006	0.006	0.001
0.19	0.36	0.13	2.7	0.15	0.08	0.006	0.003	—	0.02	0.03	0.01	—
0.07	0.48	0.40	1.2	0.5	0.04	0.005	0.07	0.004	0.008	0.04	0.005	0.003
0.24	0.80	0.25	3.2	0.2	0.04	0.007	0.01	—	0.008	0.24	0.01	—
0.19	0.59	0.54	1.09	>3	0.5	0.02	0.1	0.03	0.01	0.009	0.3	—
0.55	2.0	0.12	1.7	>3	0.5	0.02	0.03	—	0.04	0.1	0.5	—
0.03	0.19	0.33	0.57	>3	0.5	0.02	0.1	0.06	0.009	0.01	0.2	0.02
0.19	0.56	0.14	4.0	3.0	0.4	0.025	0.01	—	0.02	0.1	0.09	0.02
0.38	1.3	0.11	12	2.0	0.2	0.025	0.008	—	0.04	0.009	0.2	0.01
0.04	0.18	0.23	0.78	2.0	0.2	0.006	0.04	0.01	0.005	0.03	0.1	0.02
0.19	0.58	0.06	9.6	2.0	0.4	0.01	0.01	—	0.04	0.07	0.2	0.02
0.02	0.04	0.12	0.33	2.0	0.03	0.01	0.06	0.04	0.003	0.01	0.1	0.02
0.03	0.07	0.35	0.2	>3	0.07	0.009	0.09	0.08	0.002	0.006	0.2	0.01
0.02	0.12	0.12	1.0	>3	0.4	0.02	0.2	0.025	0.009	0.05	0.19	0.03
0.05	0.32	0.05	6.4	2.0	0.3	0.03	0.03	—	0.03	0.06	0.04	0.02
0.03	0.06	0.19	0.31	>3	0.07	0.01	0.23	0.25	0.009	0.04	0.5	0.01
0.03	0.14	0.08	1.7	>3	0.5	0.02	0.03	—	0.015	0.09	0.5	0.02
0.02	0.05	0.23	0.21	>3	0.07	0.01	0.08	0.08	0.002	0.03	0.2	0.02
0.05	0.21	0.04	5.2	2.0	0.3	0.04	0.004	0.01	0.009	0.04	0.08	0.02
+	+	+	+	0.5	0.05	0.006	0.03	0.025	0.003	0.003	0.1	0.01
+	+	+	+	0.8	0.07	0.002	0.003	—	0.01	0.004	0.03	0.005

ние его намного ниже. Листья кустарничков на гипербазитах накапливают в среднем 0.01% Cr в золе; на сланцах хром обнаружен в количестве 0.001% лишь у половины изученных видов кустарничков. В надземной части злаков и осок на ультраосновном массиве содержится в 40 раз больше Cr, чем в этих растениях на сланцах. Мхи и лишайники на гипербазитах накапливают значительные количества хрома — 0.06 и 0.08% соответственно.

Растения, произрастающие на сланцевой горе, содержат больше Mn, Sr, Ba, чем растения на ультраосновных породах. Например, в листьях и стеблях разнотравья на сланцах в 4 раза больше Mn, в 10 раз больше Sr и в 5 раз больше Ba, чем на гипербазитах.

Содержание меди в высших и споровых растениях Полярного Урала составляло в среднем 0.01% и не различалось у видов, собранных на разных горных породах. В содержании титана в растениях также не отмечено закономерных различий. Свинец был обнаружен в небольшом

ТАБЛИЦА 2

Среднее содержание химических элементов в растениях различных биологических групп на разных горных породах

Биологические группы растений	Часть растения	Число видов	Горная порода	Процент золы	Процент в сухом веществе						Ca/Mg	Процент в золе								
					N	P	K	Na	Ca	Mg		Fe	Mn	Cu	Ni	Cr	Sr	Ba	Ti	Pb
Кустарнички	Листья	8	Гипербазиты	4.1	2.2	0.23	0.76	0.14	0.61	0.48	1.3	0.5	0.15	0.01	0.1	0.01	0.009	0.1	0.02	0.003
		10	Сланцы	4.7	2.1	0.27	0.40	0.29	1.3	0.25	5.2	0.4	1.4	0.015	0.015	0.001	0.06	0.2	0.02	0.002
Травы Разнотравье	Листья и стебли	16	Гипербазиты	7.8	2.8	0.28	1.8	0.15	0.56	1.0	0.5	1.0	0.08	0.005	0.25	0.015	0.004	0.01	0.015	0.001
		14	Сланцы	8.1	3.1	0.39	2.1	0.52	1.5	0.40	3.7	0.4	0.3	0.009	0.01	0.003	0.04	0.055	0.04	0.003
Осоки	То же	6	Гипербазиты	7.2	1.8	0.09	0.80	0.12	0.42	0.33	1.3	1.1	0.45	0.01	0.08	0.04	0.004	0.02	0.08	0.003
		5	Сланцы	5.3	2.2	0.19	0.66	0.14	0.38	0.30	1.3	0.6	1.0	0.01	0.008	0.001	0.03	0.09	0.04	0.004
Злаки	» »	6	Гипербазиты	7.8	1.0	0.22	0.83	0.06	0.19	0.36	0.5	1.3	0.1	0.007	0.08	0.04	0.006	0.025	0.1	0.002
		4	Сланцы	4.0	1.4	0.24	1.3	0.08	0.29	0.12	2.4	0.35	0.4	0.008	0.01	0.001	0.01	0.03	0.03	0.005
Папоротники	Надземная часть	1	Гипербазиты	4.2	1.9	0.30	0.70	0.12	0.40	0.40	1.0	0.7	0.05	0.007	0.1	0.01	0.007	0.03	0.007	0.005
		2	Сланцы	4.4	1.4	0.30	0.95	0.24	0.80	0.25	3.2	0.2	0.04	0.007	0.01	—	0.008	0.2	0.01	—
Мхи	То же	3	Гипербазиты	4.7	0.74	0.27	0.19	0.13	0.48	0.36	1.3	>3	0.35	0.015	0.15	0.06	0.015	0.025	0.3	0.02
		4	Сланцы	4.3	0.81	0.27	0.24	0.29	1.0	0.20	5.1	>3	0.3	0.02	0.02	—	0.03	0.075	0.3	0.03
Лишайники	Живые части растения	11	Гипербазиты	1.9	0.58	0.20	0.12	0.02	0.10	0.19	0.5	2.3	0.1	0.01	0.1	0.08	0.007	0.02	0.2	0.03
		5	Сланцы	1.7	0.59	0.29	0.14	0.06	0.18	0.07	2.6	3.0	0.3	0.015	0.02	0.009	0.03	0.1	0.2	0.03

Примечание. Среднее содержание химических элементов рассчитано для видов, представленных в табл. 1, и видов, химический состав которых приведен в предыдущей работе.

числе образцов высших растений в количестве <0.01% в золе. Во мхах и лишайниках содержание его составляло 0.02—0.03%.

Олово было найдено лишь в споровых растениях, а в высших растениях содержание его было, вероятно, ниже чувствительности метода определения (0.001% в золе). Олово мало доступно растениям, и даже при значительном содержании его в почве концентрация в растениях невелика (Millman, 1957; Поликарпочкин и др., 1965). Лишайники на гипербазитах содержали в среднем 0.002, а на сланцах — 0.003% Sn в золе. В мхах на гипербазитах найдено 0.006, а на сланцах — 0.003% Sn в золе.

У 30 видов высших растений мы определили содержание микроэлементов в отдельных частях — в генеративных органах, в вегетативных надземных органах и в корнях. Часть этих данных — среднее содержание микроэлементов в отдельных органах растений на ультраосновных породах — представлена на рисунке.

Генеративные органы растений всех биологических групп беднее марганцем, стронцием и барием, чем листья. Содержания Fe и Cu в генеративных и вегетативных надземных органах растений близки. Так, соцветия разнотравья на сланцах содержат 0.35, а листья — 0.4% Fe в золе. На гипербазитах соцветия разнотравья беднее Fe, чем листья (0.6 и 1% соответственно). Соцветия кустарничков накапливают меньше Ni, чем вегетативные органы. А в генеративных и вегетативных органах разнотравья и осок содержание никеля в среднем одинаково. На ультраосновных породах соцветия кустарничков и осок богаче хромом, чем листья, а у злаков, наоборот, беднее.

Корни всех изученных растений содержат больше Fe, Ni, Cr, Cu, Sr, Ti, Pb по сравнению с надземными частями. Большинство растений накапливает в корнях больше Ba по сравнению с надземными органами. Только корни кустарничков на гипербазитах оказались в 4 раза беднее Ba, чем листья. Содержание Mn в корнях не превышает содержания его в листьях.

Литературные данные о распределении микроэлементов в разных органах дикорастущих растений немногочисленны и противоречивы. Соцветия целого ряда дикорастущих растений Финляндии богаты Ni и Cu (Loanamaa, 1956). В корнях этих растений, так же как и в уральских, накапливается больше Ni, Cu, Pb, Cr, а кроме того, и Mn по сравнению с вегетативной надземной массой.

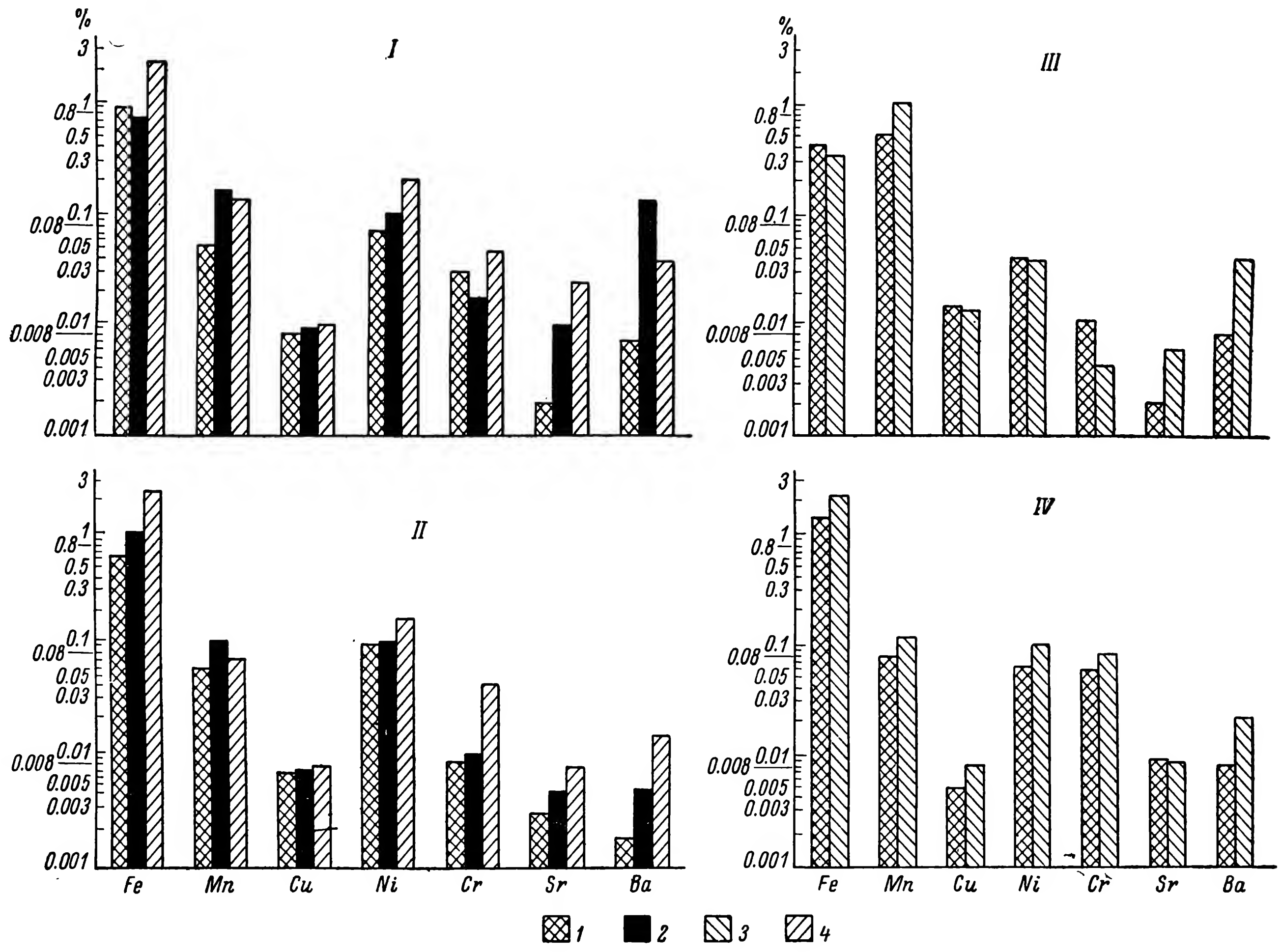
Корни многих видов трав Южного Урала также содержат больше Cu и Ni, чем надземные части (Глазовская и др., 1961). Растения тундры р-на Воркуты накапливают в корнях больше Fe, Cu, Ni, Ti, Sr и Ba, чем в листьях (Парибок и Алексеева-Попова, 1967).

Генеративные органы, плоды и семена растений, по-видимому, богаче никелем, чем вегетативные органы на субстратах с высоким содержанием этого элемента (Sarosiek, 1957; Vergnano, 1958). По данным Н. С. Петруниной (1965), наоборот, листья разнотравья содержат больше Ni, чем соцветия. Возможно, что накопление Ni в генеративных органах особенно усиливается к периоду плодоношения.

Итак, различия в элементарном химическом составе надземных вегетативных частей растений Полярного Урала, произрастающих на ультраосновных породах и сланцах, отражают особенности химического состава почв и подстилающих пород.

Повышенное содержание Mn в растениях на сланцах при одинаковом уровне содержания его в почвах гипербазитового массива и сланцев объясняется более низкой величиной pH почв на сланцах — в среднем 4.3 (pH почв на гипербазитах 5.9). Известно, что подвижность Mn в почвах увеличивается с уменьшением pH (Erkama, 1947; Mayer a. Gorham, 1951; Sarosiek a. Wachowska, 1960).

Одной из возможных причин низкого плодородия почв на ультраосновных породах для сельскохозяйственных растений и разреженности дикорастущей растительности на таких почвах считался недостаток макроэлементов (Gordon a. Lipman, 1926; Soane a. Saunder, 1959; Spence a.



Среднее содержание микроэлементов в отдельных органах растений на ультраосновных породах.

По оси ординат — содержание микроэлементов (% в золе), масштаб логарифмический, *I* — кустарнички, *II* — разнотравье, *III* — осоковые, *IV* — злаки; *1* — генеративные органы, *2* — листья, *3* — вегетативные надземные органы, *4* — корни.

Millar, 1963). Согласно нашим данным, однако, нет существенных различий в содержании N, P и K в растениях с ультраосновных пород и со сланцев. Растения ультраосновного массива близки по содержанию этих элементов к растениям из других местообитаний северных районов (Александрова и др., 1964). Согласно Л. Е. Родину и Н. И. Базилевич (1965), содержание N в высших растениях тундры варьирует от 1 до 4%, а в уральских растениях, по нашим данным, в пределах 1—3%. Лишь осоки на гипербазитах по содержанию P оказались беднее растений на сланцах (0.09 и 0.19% в сухом веществе соответственно). Растения же других биологических групп были близки по содержанию P, например к растениям Якутии (Егоров, 1960).

По среднему содержанию P и K почвы на гипербазитах и на сланцах мало различались. Содержание Na в почвах на гипербазитах было несколько меньше, чем в почвах на сланцах; это отразилось, как было показано, на содержании в растениях Na — оно было пониженным. Различия в содержании N, P, K и Na в растениях и почвах на гипербазитах и сланцах столь незначительны, что не могут объяснить обедненности растительности на ультраосновном массиве.

Существенные различия между растениями на разных горных породах наблюдаются в содержании Ca и Mg, что отражает особенности химического состава почв; почвы гипербазитового массива содержат в среднем в 5 раз меньше Ca и в 2 раза больше Mg, чем почвы на сланцевой горе.

Низкое содержание Ca и изменение отношения Ca/Mg, по мнению ряда исследователей, является основной причиной формирования своеобразной растительности на ультраосновных породах. Виды, более чувствительные к недостатку Ca и избытку Mg, не поселяются на таких почвах и породах (Kruckeberg, 1954; Walker, 1954, и др.). Внесение Ca (в виде извести) в почвы, сформированные на ультраосновных породах, улучшает рост растений; однако действие его может быть также и косвенным, так как с увеличением pH почвы снижается доступность других элементов, находящихся в избытке, например Ni, Cr (Vergnano, 1953; Crooke, 1956).

Токсичность Ni и Cr рассматривается как основная причина низкого плодородия почв на ультраосновных породах в разных географических областях (Robinson и др., 1935; Rune, 1953; Hunter, 1954; Němec, 1954). Повышенное содержание Ni и Cr в почвах ультраосновного массива Рай-Из (0.15% Ni и 0.28% Cr) по сравнению с почвами на сланцах (0.003% Ni и 0.01% Cr) привело, как мы отмечали, к накоплению этих элементов в растениях, произрастающих на Рай-Изе.

Высокое содержание в почвах Ni и Cr может быть токсичным для тех видов растений, которые широко распространены на сланцевых горах Полярного Урала, но не поселяются в сходных условиях на ультраосновных массивах. Более устойчивые к неблагоприятному химическому составу почв виды поселяются на ультраосновных массивах и достигают значительного развития благодаря ослаблению межвидовой конкуренции (Kruckeberg, 1954; Cook, 1965).

Не исключено, что виды, произрастающие на горных породах обоих типов, представлены двумя экотипами, сформировавшимися под влиянием разных эдафических условий. Наличие таких эдафических экотипов внутри вида отмечено на почвах разного минерального состава, в частности почвах, сформированных на ультраосновных породах, например на серпентинитах (Kruckeberg, 1954; Walker и др., 1955; McMillan, 1956; Cook, 1965; Ramakrishnan, 1965).

Мы попытались экспериментально проверить это положение на примере растений Полярного Урала. Семена *Hedysarum arcticum* и *Oxytropis sordida* были собраны в сходных местообитаниях на обеих горных породах. Эти виды были выбраны потому, что среди 11 изученных видов растений они имели наибольшую всхожесть семян после скарификации.

Растения из семян выращивались в Ленинграде в летние месяцы на питательном растворе Кнопа с разными дозами никеля: 0, 1.0, 1.5, 2.0 мг/л. При наличии 1.5 мг/л Ni в питательном растворе тормозился рост растений, особенно корневой системы. Доза 2 мг/л оказалась явно токсичной.

В наших опытах растения из семян, собранных на гипербазитах, не обнаруживали большей устойчивости к повышенным дозам Ni по сравнению с растениями со сланцев. На питательной смеси без дополнительного внесения Ni, где источником его являлись лишь загрязнения солей и воды, растения обоих вариантов вели себя одинаково; растения с гипербазитов не испытывали потребности в увеличенной дозе Ni. Возможно, что при испытании большего набора концентраций Ni в питательной среде и выявилась бы разная реакция на этот элемент, свидетельствующая о наличии двух экотипов одного вида. Следует отметить, что интенсивность дыхания растений обоих экотипов на питательном растворе без внесения Ni выражалась величинами одного порядка: у листьев *Hedysarum arcticum* со сланцев она составляла 536 μл O_2 час/г сырого вещества, а у листьев растений с гипербазитов — 436 μл O_2 час/г, у листьев *Oxytropis sordida* эти величины равнялись 340 и 390 μл O_2 час/г соответственно.

Выводы

Генеративные органы растений Полярного Урала содержат меньше Mn, Sr и Ba, чем листья. В корнях всех изученных растений больше Fe, Ni, Cu, Cr, Ti, Pb и Sr по сравнению с надземными частями.

Растения на сланцах содержат больше Mn, Sr, Ba, чем растения ультраосновного массива. Кустарнички, травы, мхи и лишайники на ультраосновных породах беднее Ca, Na и богаче Mg, Fe, Ni и Cr по сравнению с теми же растениями на сланцах. Это связано с различиями в химическом составе почв и подстилающих пород.

Повышенное содержание Ni, Cr и неблагоприятное соотношение Ca и Mg в почвах и ультраосновных породах являются причиной уменьшения числа видов и изменения характера растительных формаций на массиве Рай-Из по сравнению со сланцевыми горами.

В вегетационных опытах не выявлено различий в реакции растений одного и того же вида с ультраосновных пород и со сланцев на высокие дозы Ni в питательном растворе.

Благодарю научного руководителя Т. А. Парибок за внимание и помощь в работе и К. Н. Игошину за консультацию по вопросам флористики.

Работа выполнена в Лаборатории микроэлементов (зав. проф. М. Я. Школьник) в содружестве с Лабораторией растительности Крайнего Севера (зав. проф. Б. А. Тихомиров).

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д., В. Н. Андреев и др. (1964). Кормовая характеристика растений Крайнего Севера. В сб.: Растительность Крайнего Севера и ее освоение, 5. — Глазовская М. А., А. А. Макушина, И. А. Павленко, М. Г. Божко, И. П. Гаврилова. (1961). Геохимия ландшафтов и поиски полезных ископаемых на Южном Урале. — Городков Б. Н. (1935). Материалы для познания горных тундр Полярного Урала. В кн.: Тр. Ледниковых экспедиций, 4. — Егоров А. Д. (1960). Химический состав кормовых растений Якутии (лугов и пастбищ). — Игошина К. Н. (1960). Особенности растительности некоторых гор Урала в связи с характером горных пород. Бот. журн., 45, 4. — Игошина К. Н. (1966). Особенности флоры и растительности на гипербазитах Полярного Урала (на примере г. Рай-Из). Бот. журн., 51, 3. — Парибок Т. А., Н. В. Алексеева-Попова. (1966). Содержание химических элементов в растениях Полярного Урала в связи с проблемой серпентинитовой растительности. Бот. журн., 51, 3. — Парибок Т. А., Н. В. Алексеева-Попова. (1967). Микроэлементы в растениях тундры (р-н Воркуты). Растит. ресурсы, 3, 1. — Петрунина Н. С. (1965). Экология растений в районах с естественным обогащением почв тяжелыми металлами. Автореф. диссерт. — Поликарпочкин В. В., Р. Т. Поликарпочкина, И. И. Абрамов. (1965). Ареалы рассеяния в растениях на рудных месторождениях Восточного Забайкалья. В кн.: Вопросы геохимии изверженных горных пород и рудных месторождений Восточной Сибири. — Родин Л. Е., Н. И. Базилевич. (1965). Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности. — Сочава В. Б. (1927). Ботанический очерк лесов Полярного Урала от р. Нельки до р. Хулги. Тр. Бот. музея АН СССР, 21. — Cook S. A. (1965). Population regulation of *Escholzia californica* by competition and edaphic conditions. Journ. Ecol., 53, 3. —Crooke W. M. (1956). Effect of soil reaction on uptake of nickel from a serpentine soil. Soil Science, 81, 4. — Erkama J. (1947). Über die Rolle von Kupfer und Mangan im Leben der höheren Pflanzen. Ann. Acad. Sci., Fenn. ser. A, 2, 2b. — Gordon A., C. B. Lipman. (1926). Why are serpentine and other magnesium soils infertile? Soil Science, 22, 4. — Hunter J. G. (1954). Nickel toxicity in a Southern Rhodesian soil. South Afr. Journ. Sci., 51, 5. — Hutton R. G., P. H. Nye. (1958). The rapid determination of the major nutrient elements in plants. Journ. Sci. Food Agric., 9, 1. — Kruckeberg A. R. (1954). The ecology of serpentine soils, 3. Plant species in relation to serpentine soils. Ecology, 35, 2. — Lounamaa J. (1956). Trace elements in plants growing wild on different rocks in Finland. Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. «Vanamo», 29, 4. — Mayer A. M. a. E. Gorham. (1951). The iron and manganese content of plants present in the natural vegetation of the English Lake District. Ann. Bot. (new ser.), 15, 58. — McMillan C. (1956). The edaphic restriction of *Cupressus* and *Pinus* in the coast ranges of Central California. Ecol. Monogr., 26. — Millman A. P. (1957). Biogeochemical investigations in areas of copper-tin mineralization in South-West England. Geochim. et Cosmochim. Acta, 12, 1—2. — Němec A. (1954). Krněni a nezdar lesnich kultur na hadcovijch půdach jižnich Čech nasledkem intoxikace niklem, kobaltem a chromem. Práce vyzkumnych ustavu lesnických ČSR., 6. — Ramakrishnan P. S. (1965). Studies on edaphic ecotypes in *Euphorbia thymifolia* L. II. Growth performance, mineral uptake and inter-ecotypic competition. Journ. Ecol., 53, 3. — Robinson W. O., G. Edgington, H. G. Byers. (1935). Chemical studies of infertile soils derived from rocks high in magnesium and generally high in chromium and nickel. Techn. Bull., 471. — Rune O. (1953). Plant life in serpentines and related rocks in north Sweden. Acta Phytogeogr. Suecica, 31. — Sarosiek J. (1957). Roslinnosc nad kopalniano-hutniczych niklu w Szklarach k Zabkowic sl. i warunki jej wystepowania. Acta Soc. Bot. Polon., 26, 2. — Sarosiek J. a. K. Wachowska. (1960). Badania nad Sawartoscia manganu, miedzi, kobaltu w glebie oraz w roslinach lasu bukowego w Muszkowicach na Dolnym Slasku. Acta Soc. Bot. Polon., 29, 1. — Soane B. D., D. H. Saunder. (1959). Toxicities of nickel and chromium on serpentine of S. Rhodesia. Soil Science, 88, 6. — Spence D. H. N. a. E. A. Millar. (1963). An experimental study of the infertility of a Shetland serpentine soil. Journ. Ecol., 51, 2. — Vergnano O. (1953). L'azione fisiologica del nichel sulle piante di un terreno serpentinoso. Nuovo Giorn. Bot. Ital., N. S., 60. — Vergnano O. (1958). Il contenuto di elementi inorganici delle piante della formazione ofiolitica dell'Impruneta (Firenze). II. Ni, Cr e Co nel dinamismo nutritivo delle piante serpentinicole. Nuovo Giorn. Bot. Italiano n. s., 65, 1—2. — Walker R. B. (1954). The ecology of serpentine soils, 2. Factors affecting plant growth on serpentine soils. Ecology, 32, 2. — Walker R. B., H. M. Walker, P. R. Ashworth. (1955). Calcium-manganese nutrition with special reference to serpentine soils. Plant Physiol., 30, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 25 XI 1969).

SUMMARY

The content of N, P, K, Na, Ca, Mg, Fe, Mn, Cu, Ni, Cr, Sr, Ba, Ti and Pb was studied in 70 species of Angiosperms, *Bryophyta* and lichens of the Polar Urals. The plants were collected in hyperbasic and schist mountain massifs the vegetational covers of which differ significantly from one another. The plants growing on schists have higher contents of Mn, Sr and Ba than those growing in the hyperbasic massif. Dwarf shrubs, herbage plants, mosses and lichens growing on hyperbasic rocks are poorer in Na and Ca and richer in Mg, Cr, Ni and Fe, as compared to those belonging to the same biological groups, but growing on schists. This is associated with the differences in the chemical composition of the soils and underlying rocks. A relatively high content of Ni and Cr and the unfavourable ratio of Ca and Mg in hyperbasic rocks and in the soil covering them are the cause of the decrease in the number of species and of the changes of the character of plant formations in the hyperbasic massif as compared to the schist mountains.

In the greenhouse experiments no differences were observed in the response of the two ecotypes of the same species (from the hyperbasic rocks and schists) to the high doses of Nickel in the nutrient solution.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 531.75 : 531.42 : 582.34

И. Д. Кильдюшевский

ОПЫТ ОПРЕДЕЛЕНИЯ МАССЫ МХА *THUIDIUM RECOGNITUM* (HEDW.) LINDB. ПО ЕГО ВЫСОТЕ И ПРОЕКТИВНОМУ ПОКРЫТИЮ

С 1 рисунком

I. D. KILJDIUSHEVSKY. A TENTATIVE METHOD OF ESTIMATING THE PHYTOMASS OF THE MOSS *THUIDIUM RECOGNITUM* (HEDW.) LINDB. BASED ON ITS HEIGHT AND COVER

В Приозерском районе Ленинградской области было взято в 1968 г. 55 укосов с площадок 20×20 см^2 с преобладанием мха *Thuidium recognitum* (Hedw.) Lindb. С возможной точностью были определены высота мха и его проективное покрытие. Площадки выбирались так, чтобы оказались представленными все градации высот и проективного покрытия. Укосы были разобраны и взвешены в воздушно-сухом состоянии. На основании этих данных составлены номограмма и таблица, позволяющие определить массу мха по его высоте и проективному покрытию. Показано, что по сравнению с обычным укосным методом такой способ определения запасов дает экономию времени примерно в 50 раз. Отмечается необходимость разработки таких же коэффициентов для 20—25 основных видов мхов.

Идея замены весьма трудоемкого процесса определения массы растений на основе укосного метода определением ее при помощи переводных коэффициентов далеко не нова. Этим занималась еще в довоенные годы сотрудница Л. Г. Раменского С. Д. Рубашевская, но преждевременная смерть помешала ей довести исследования до конца. Позднее В. С. Ипатов (1962) подтвердил наличие тесной корреляции между проективным покрытием и весом у трех видов травянистых растений и высказался за составление таблиц для определения массы преобладающих растений по данным их покрытия.

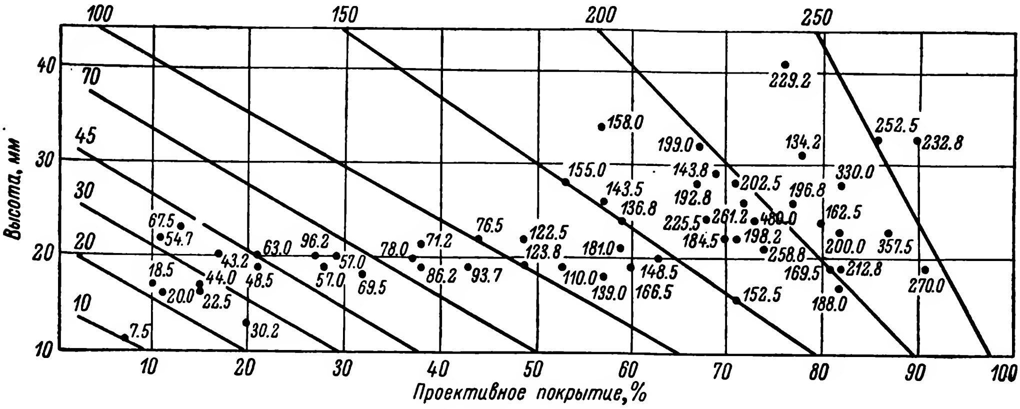
Совсем недавно П. Д. Ярошенко (1967) подошел к этому вопросу с несколько иной стороны. Он предложил формулы для определения воздушно-сухой массы травостоя лугов, низкотравных выгонов и выбитых пастбищ по данным о высоте травостоя и о его проективном покрытии. Для большинства укосов средняя ошибка в его исследованиях не превышала допустимые нормы. Однако он признает необходимость дальнейших уточнений при применении этого метода.

Для видов мохового покрова подобная работа проводится сотрудницей Ленинградского университета Т. Н. Тарховой под руководством В. С. Ипатова. Но до сих пор данных о результатах ее исследований опубликовано не было.

Учитывая важность такого рода исследований и неразработанность методики определения массы мхов, автор настоящей статьи сделал в 1967 г. попытку установить переводные коэффициенты для некоторых видов мхов лесной зоны. Но ввиду методического несовершенства использованных для этого приемов, полученные цифры оказались настолько вариабельными, что о практическом их использовании не могло быть и речи.

В 1968 г. опыт был повторен с учетом допущенных ошибок. Объектом исследования был типичнейший представитель мохового покрова лугов средней полосы — *Thuidium recognitum*. Укосы в количестве 55 образцов были взяты на суходольном злаково-разнотравном лугу Опытной станции «Отрадное» Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Приозерский район Ленинградской области).

Методика опыта сводилась к следующему. Четырьмя спицами обозначалась площадка размером 20×20 см. Острым ножом растительный покров надрезался по ее границам, и прилегающие к ней части дернины удалялись. Затем на площадку накладывалась рамка 20×20 см с сеткой из белой нитки, разделявшей ее на 100 ячеек 2×2 см. На одной из сторон рамки был наклеен квадратик из белой бумаги размером 6.3×6.3 мм, составляющий 10% от площади одной ячейки. С возможной тщательностью определялось проективное покрытие исследуемого вида мха в каждой ячейке с точностью 5—10% (квадратик из белой бумаги служил при этом эталоном) и вычислялось среднее покрытие для всей площадки.



Номограмма для определения массы мха *Thuidium recognitum* (в г/м²) в зависимости от его высоты и проективного покрытия.

Цифры — данные о весе мха на 55 площадках, на основе которых составлена номограмма.

Измерение высоты мха производилось узкой линейкой (шириной 3—4 мм), сделанной из обычной ученической линейки. Она погружалась в моховую дернину до упора в поверхность почвы. По 20 промерам вычислялась средняя высота.

Площадки выбирались с таким расчетом, чтобы были представлены по возможности все градации высот и проективного покрытия мха.

Выборка мха из дернины производилась с большой тщательностью. Сначала мхи обычно вычесывались гребнем с редко расставленными зубцами, после чего пинцетом выбирались оставшиеся стебельки мха. В укос брались не только живые части растений, но также полуотмершие и бурые, если они еще не потеряли связи с растением. Опыт показал, что деление укоса на эти три фракции весьма трудоемко и, главное, субъективно, так как границы между ними далеко не всегда резко выражены.

Укос очищали от примесей и отчленившихся от стебля отмерших частей мха, доводили до воздушно-сухого состояния и взвешивали с точностью до 0.1 г. В табл. 1 представлены данные по отдельным укосам в порядке увеличения высоты.

Для того чтобы сделать эти данные более наглядными, был составлен график, на котором по одной оси откладывались величины высоты мха, по другой — величина проективного покрытия. На месте пересечения ординат показана соответствующая им масса укоса (см. рисунок).

ТАБЛИЦА 1

Данные о высоте, проективном покрытии и массе мха по отдельным укосам

Номера укосов	Высота (в мм)	Проективное покрытие	Воздушно-сухой вес (в г на 1 $м^2$)	Номера укосов	Высота (в мм)	Проективное покрытие	Воздушно-сухой вес (в г на 1 $м^2$)	Номера укосов	Высота (в мм)	Проективное покрытие	Воздушно-сухой вес (в г на 1 $м^2$)
35	11	7	7.5	9	19	91	270.0	27	24	59	136.8
36	13	20	30.2	48	20	17	43.2	19	24	68	225.5
33	16	11	20.0	46	20	21	63.0	3	24	73	480.0
45	16	15	22.5	43	20	27	96.2	7	24	80	162.5
4	16	71	152.5	40	20	29	57.0	30	26	57	143.5
34	17	10	18.5	53	20	37	78.0	21	26	72	261.2
47	17	15	44.0	5	20	63	148.5	2	26	77	196.8
10	17	82	188.0	52	21	38	71.2	11	28	53	155.0
44	18	32	69.5	31	21	59	181.0	17	28	67	192.8
37	18	57	139.0	20	21	74	258.8	16	28	71	202.5
41	19	21	48.5	51	22	11	54.7	18	28	82	330.0
49	19	28	57.0	26	22	44	76.5	29	29	69	143.8
38	19	38	86.2	54	22	49	122.5	23	31	78	134.2
39	19	43	93.7	1	22	70	184.5	22	32	67	199.0
42	19	49	123.8	15	22	71	198.2	24	33	86	252.5
13	19	53	110.0	50	23	13	67.5	25	33	90	232.8
55	19	60	166.5	14	23	82	200.0	32	34	57	158.0
12	19	81	169.5	8	23	87	357.5	28	41	76	229.2
6	19	82	212.8								

Хотя укосы с близкими показателями высоты и проективного покрытия в ряде случаев значительно отклонялись друг от друга по массе мха, все же удалось уловить в их расположении ряд закономерностей, на базе их построить номограмму и составить таблицу величин массы в зависимости от высоты и проективного покрытия мха (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Воздушно-сухая масса *Thuidium recognitum* (в г/$м^2$) в зависимости от высоты и проективного покрытия

Высота (в мм)	Проективное покрытие									
	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100
30	45	70	105	125	150	170	200	230	265	310
20	28	40	60	85	110	135	170	200	240	290
10	13	21	30	42	60	85	120	160	210	270

Анализ таблицы и номограммы позволяет выявить ряд закономерностей. При относительно небольших значениях проективного покрытия (до 50%) масса мха практически пропорциональна высоте и проективному покрытию и данные отдельных укосов с близкими значениями высоты и проекции мало отличаются друг от друга. При густом напочвенном покрове разброс цифр становится более значительным, а линии, соединяющие точки с одинаковым весом, оказываются круто наклоненными к оси абсцисс. То и другое явление является результатом перекрытия, величину которого практически невозможно учесть. То же отмечает и Ипатов (1962) для травянистых растений. С другой стороны, при густом моховом покрове различия в высоте его мало сказываются на величине укоса. Это следует объяснить тем, что живая часть мха бывает при этом сосредоточена лишь в самом верхнем слое; остальная же часть толщи дернины приходится на отмершие части стеблей, в значительной степени лишенных боковых веточек и потому оказывающих небольшое влияние на вес укоса. С увеличением покрытия величина массы начинает нарастать все быстрее, что связано также с перекрытием.

В результате этого исследования можно сделать вывод, что разработка переводных коэффициентов для видов мохового покрова вполне возможна. Получив подобные коэффициенты для 20—25 главнейших видов мхов, можно будет полностью отказаться от укосов. Остается лишь выяснить, насколько это целесообразно.

Хронометраж затрат времени на проведение этих работ показал, что на взятие одного укоса требуется от 34 до 65 минут, в среднем 53 минуты.

Если исходить из нормы 50 укосов, необходимых для определения переводных коэффициентов для одного вида, то потребуется 38 часов работы в поле и 44 — в камеральных условиях, а для 25 видов (наиболее обычных) — 125 рабочих дней в полевых условиях и 138 дней в камеральных. Лицо, которое взяло бы на себя выполнение этой задачи, могло бы справиться с ней за 1.5 года.

Какую же экономию времени даст применение переводных коэффициентов?

Определение проективного покрытия, а заодно и высоты видов мхов напочвенного покрова при заданной точности (±10%) может быть выполнено на трансекте длиной от 5 до 15 м — в зависимости от степени однородности растительного покрова, при этом учет проективного покрытия отдельных видов мхов производится на каждом дециметре трансекты, а высоты их — в наиболее характерных местах (но не менее, чем в 20 для каждого вида). Такой учет занимал от 2 до 4 часов. Вероятно, можно производить измерения на отрезках более крупных (до 50 см), увеличив длину трансекты, на что потребуется раза в два меньше времени (т. е. около 1.5 часов) при той же степени точности.

Для получения таких же результатов с применением укосного метода нужно взять от 8 до 20 укосов с площадок по 0.25 м^2 (неопубликованные материалы автора), в среднем 15 укосов. На взятие одного такого укоса требуется около 30 минут и на разбор 10 часов, а на 15 укосов 157 часов.

Сопоставим эти 2 ряда цифр. При помощи переводных коэффициентов масса мхов одного фитоценоза может быть определена с достаточной для обычных целей точностью за 3 часа (и даже за 1.5 часа), при укосном методе — за 157 часов.

Думается, что вывод напрашивается сам собой. При возрастающем объеме исследований продуктивности растительного покрова в связи с выполнением работ по международной биологической программе продолжать базироваться на укосном методе нельзя. Есть прямой смысл затратить один человеко-год на разработку переводных коэффициентов для мхов с тем, чтобы в дальнейшем определять их массу с минимальной затратой труда и времени и, возможно, с большей точностью.

ЛИТЕРАТУРА

Ипатов В. С. (1962). О корреляции между проективным покрытием и весом травянистых растений. Бот. журн., 47, 7. — Ярошенко П. Д. (1967). К методике определения веса травостоев по высоте основной массы и проективному покрытию. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 72, 4.

Коми филиал
Академии наук СССР,
г. Сыктывкар.

(Получено 20 VI 1969).

УДК 531.42.003.3 : 636.086.2 : 582.475.4 (253)(571.51)

Н. Н. Лащинский

К МЕТОДИКЕ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПРОДУКТИВНОСТИ НАДЗЕМНОЙ ЧАСТИ ТРАВЯНОГО ПОКРОВА В ПАРКОВЫХ СОСНОВЫХ ЛЕСАХ НИЖНЕГО ПРИАНГАРЬЯ

С 2 рисуками

N. N. LASHCHINSKY. A CONTRIBUTION TO THE ELABORATION OF THE METHOD OF ESTIMATING THE PRODUCTIVITY OF THE UNDERGROUND PART OF THE HERBAGE COVER IN THE PARK-LIKE PINE FORESTS IN THE LOWER COURSE OF THE ANGARA

Предлагается методика определения продуктивности надземной части травяного покрова парковых сосновых лесов Нижнего Приангарья. Для определения общей массы травостоя с точностью ±5% рекомендуется закладывать не менее 50 площадок, а при точности исследований ±10% от 20 до 25 площадок размером 0.25 м.

Структура травостоя парковых сосновых лесов динамична. В разные по погодным условиям годы наблюдаются существенные колебания в урожайности травостоя.

Изучение продуктивности растительных сообществ, предусматривающее определение запасов и годичного прироста фитомассы всех ярусов представляет большие технические трудности.

В общем ряду исследований растительности Нижнего Приангарья, проводимых лабораторией геоботаники Центрального сибирского ботанического сада Сибирского отделения АН СССР, значительное место занимают работы по определению массы травяного покрова в парковых сосновых лесах. Эти леса вовлекаются в настоящее время в сферу хозяйственной деятельности человека.

Парковые сосновые леса являются здесь господствующим типом растительности. Они занимают вершины невысоких плоских увалов и их склоны, а также выравненные межгривные пространства с серыми лесными и дерново-подзолистыми почвами, преимущественно тяжелыми по механическому составу. Структура таких лесов очень проста. Крупномерные сосны в возрасте от 200 до 300 лет с примесью лиственницы и березы образуют одноярусное насаждение (с сомкнутостью 0.3—0.5).

Слаборазвитый подлесок и единичный подрост не создают сколько-нибудь выраженного яруса.

Травяной покров этих лесов обладает большой видовой насыщенностью (до 80—85 видов на 100 м^2) и представляет собой один из главных компонентов. По силе воздействия на среду он превосходит древостой и ежегодно вовлекает в круговорот большое количество питательных веществ, несмотря на то, что по массе он уступает древостою.

Объектом исследования служил сосновый лес с разнотравно-коротконожковым травостоем, расположенный на водораздельном пространстве междуречья Усолки и Сутяги (система р. Тасеевой). Древостой редкий, сложен сосной и напоминает насаждение паркового типа. Сосна имеет среднесбежистые стволы с толстыми горизонтальными ветвями и располагается небольшими группами. Основная масса деревьев имеет возраст от 220 до 260 лет, а отдельные экземпляры достигают 300-летнего возраста.

Возобновительный процесс сосны в этих лесах подавлен высоким и густым травостоем. Кустарниковый ярус не выражен, а встречающиеся отдельные небольшие кустики *Resa aciculagis* Lindl., реже *Salix caprea* L. теряются в густом травостое.

Травяной покров хорошо развит, сомкнут (проективное покрытие 90—95%) и характеризуется большой видовой насыщенностью (85 видов высших растений на 100 м^2). В его составе лесные и лугово-лесные виды. *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. создает основу травостоя. Обильно и разнообразно разнотравье. *Crepis sibirica* L., *Heracleum dissectum* Ledeb., *Hieracium umbellatum* L., *Pleurospermum uralense* Hoffm., *Geranium silvaticum* L., *Trollius asiaticus* L., *Iris ruthenica* Ker-Gawl., *Angelica silvestris* L. и другие виды довольно равномерно распределены по всей площади и только *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth и *Carex macroura* Meinsh. да небольшие латки *Antennaria dioica* (L.) Gaertn. нарушают однородность его структуры, образуя резко очерченные самостоятельные синузии.

Такие особенности травостоя как неодновременное наступление фенологических фаз, зависимость роста и развития слагающих его видов от погодных условий, а также неравномерное, пятнистое распределение отдельных видов по площади усложняют определение его массы.

Методики определения массы травостоя и роли отдельных агроботанических групп и доминирующих видов для лугов предложены Т. А. Работновым (1962, 1963), В. Н. Макаревич (1963), а для вырубок и дубрав лесостепи А. А. Матвеевой (1967).

Каждая из методик предусматривает определенную величину и количество площадок для определения массы травяного покрова в зависимости от специфических особенностей изучаемых ценозов и географической среды. Наиболее подходящей в наших условиях могла бы быть методика А. А. Матвеевой, так как она разработана для лесных ценозов. Однако травяной покров дубрав, в которых работала Матвеева, характеризуется высокотравьем и почти полным отсутствием злаков. Основу же травостоя парковых сосновых лесов Нижнего Приангарья составляют несколько видов злаков и разнообразное среднемерное и мелкое разнотравье. На площадке размером 0.25 м^2 встречается в среднем 23—25 видов высших растений, что составляет около 30% общего видового состава исследуемых ценозов. Разбор укосов с таких площадок весьма трудоемок, и несомненно увеличение размера площадок до 1×1 м при 50-кратной их повторности, как рекомендует Матвеева, потребовало бы очень больших затрат времени. Нужно было искать метод, который бы позволил при значительно меньшем числе учетных площадок получить такую же точность определения массы, как и при определении массы покрова в дубравах европейской части СССР.

При определении массы травяного покрова мы пользовались методом площадок, который позволяет более быстро и точно производить пересчет на единицу площади. Травостой срезался на уровне почвы, затем производился разбор растений с каждой площадки по видам, после чего растительная масса высушивалась и взвешивалась.

Величина учетной площадки определялась в первую очередь видовой насыщенностью и сложением ценоза.

При определении массы покрова на пробной площади мы закладывали ряд метровых площадок через 1 м по диагонали в таком количестве, чтобы охватить все разнообразие размещения растений по площади (площадь выявления весового обилия, по Раменскому, 1938).

Первоначально мы закладывали от 10 до 20 метровых площадок. Площадь выявления урожая, вычисленная на основании учета массы на 20 площадках по 1 м^2 с точностью ±5%, составила 18 м^2, а с точностью ±10% — 16 м^2. Однако такая площадь выявления и такое распределение площадок не позволили одновременно с достаточной точностью (±20%) определить массу агроботанических групп, при этом было охвачено только 66% всего видового разнообразия травостоя паркового соснового леса. При таком количестве площадок точность определения весового обилия осок и бобовых, распределение которых весьма неравномерно, не превышала 30%. Для повышения точности определения урожайности осок, бобовых и доминирующих видов (до ±20%) мы увеличили число площадок до 50, уменьшив их площадь до 0.25 м^2. Учетные площадки при этом располагались вдоль пробной площади через одинаковые расстояния (1 м) по прямой линии. Поскольку сенокошение оказывает огромное влияние на видовой состав, структуру и продуктивность травостоя, мы отказались от постоянных площадок. Величина пробной площадки

(0.5 га), отведенной специально для изучения продуктивности травостоя, обеспечивает возвращение на прежние площадки только через 10—15 лет, что полностью устраняет влияние сенокошения.

Небольшая площадь учетных площадок при их большом числе позволила повысить точность определения урожая осок и бобовых до 9—17%, доминирующих видов до 18—20%, снизить площадь выявления весового обилия до 12.5 м^2 и охватить до 85% видового состава изучаемых лесов.

Т. А. Работнов (1963) указывает, что при определении урожая групп растений и в особенности отдельных видов площадь выявления резко возрастает. Принятая нами площадь учетных площадок и их число дали возможность определить как площадь выявления весового обилия, так и площадь выявления числа побегов доминирующих видов *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv., *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth с точностью до 18%.

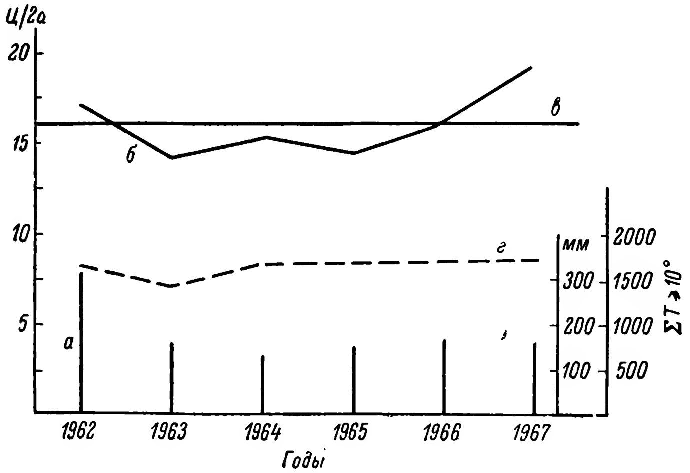


Рис. 1. Динамика массы травостоя в сосняке разнотравно-коротконожковом.

По оси абсцисс — годы; *по оси ординат* — масса травостоя в воздушно-сухом состоянии (*слева*), сумма осадков за вегетационный период и сумма температур ⩾ 10° (*справа*); *а* — осадки, *б* — полная продуктивность, *в* — средняя многолетняя продуктивность, *г* — сумма температур ⩾ 10°.

Наблюдения нескольких лет позволяют сделать следующие выводы,

Изменения в травостое, происходящие в результате изменения погодных условий, влияют на точность учета массы травостоя и площадь его выявления. При учете урожая на 18 метровых площадках точность определения составила от 4.6 до 6.5%, а при 50 площадках размером 0.25 м^2 — от 3.9 до 5%.

Наивысшая точность определения при одинаковом числе площадок наблюдается в годы с небольшими колебаниями осадков и средней температурой вегетационного периода (+14 — +14.5°).

Коэффициент вариации при определении массы травостоя зависит в первую очередь от величины площади выявления. Чем больше эта площадь, тем меньше коэффициент вариации. При величине площади выявления 18 м^2 он колебался от 20 до 23%, а при 12.5 м^2 — от 28 до 37%.

Значительное влияние на величину коэффициента вариации оказывают и погодные условия: в холодные и сухие годы он выше, а во влажные ниже.

Гораздо больше влияние погодных условий сказывается на колебании общей массы травостоя. Решающим фактором для урожая трав в условиях Нижнего Приангарья является погода в мае и июне. По нашим данным, если в этот период бывала засуха или температура воздуха опускалась ниже средней многолетней, масса травостоя уменьшалась до 14.2 ц/га (при средней многолетней 16.12 ц/га в воздушно-сухом состоянии), а во влажные годы или же в годы, когда засухи приходились на конец вегетационного периода, масса травостоя увеличивалась до 19.28 ц/га (рис. 1).

После большого подъема урожайности травостоя наблюдается резкое падение ее в следующем году, т. е. вспышки цветения и усиленного вегетативного размножения вызывают истощение растений.

В последующие годы нарастание массы идет не скачкообразно, а постепенно, если условия роста значительно улучшаются (повышение температуры и увлажнения).

Аналогично ходу колебаний урожайности всей массы травостоя изменяется и урожай осок и бобовых. Незначительное участие их в общей массе травостоя и неравномерное распределение отражаются в первую очередь на величине коэффициента вариации, который в засушливые годы превышает 100% (90—127%). Повышение коэффициента вариации в засушливые годы наблюдается и у злаков (до 50—55%), но в отличие от осок и бобовых доля злаков в эти годы возрастает (рис. 2).

Доля разнотравья, так же как и злаков, увеличивается в годы с весенней засухой, но коэффициент вариации колеблется в небольших пределах (48.8—56.1%).

Влияние погодных условий по-разному отражается на урожае и численности побегов доминирующих видов. Для вейника характерно уменьшение массы и числа побегов по мере увеличения увлажнения и температуры воздуха. Коротконожка перистая в неблагоприятные по условиям весеннего увлажнения годы значительно превышает по массе вейник, если осенью увлажнение было хорошим. В годы с засушливым летом масса коротконожки резко уменьшается и становится почти такой же, как у вейника, но количество побегов на единице площади остается прежним. Зато в последующие годы коротконожка резко увеличивает вегетативное размножение и количество побегов достигает 336 на 1 м^2.

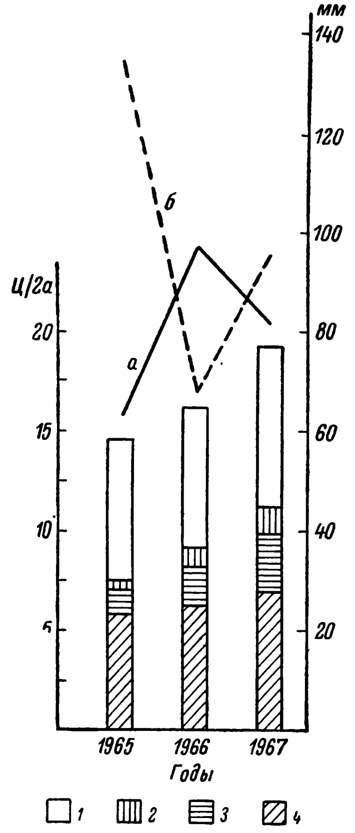


Рис. 2. Изменение массы агроботанических групп травостоя в зависимости от климатических условий.

а — осадки за май—июнь, б — осадки за июль—август; 1 — злаки, 2 — осоки, 3 — бобовые, 4 — разнотравье. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

В заключение следует подчеркнуть, что колебания массы травостоя и особенно его отдельных групп и доминирующих видов в различные годы могут быть значительными. Для определения общей массы травостоя в парковых сосновых лесах с точностью ±5% следует закладывать не менее 50 площадок, а при точности исследования ±10% — от 20 до 25 площадок размером 0.25 м^2. Такое количество учетных площадок позволит устранить влияние погодных условий на точность исследования, охватить значительное количество видов, определить массу отдельных ботанических групп и доминирующих видов (при 50 площадках) с точностью до ±20%.

ЛИТЕРАТУРА

Макаревич В. Н. (1963). Влияние на луговой травостой способов его использования. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 14. — Матвеева А. А. (1967). К методике определения продуктивности надземной части травяного покрова в дубравах лесостепи. Бот. журн., 52, 4. — Работнов Т. А. (1962). Методы и некоторые результаты изучения лугов в Голландии. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 2. — Работнов Т. А. (1963). К методике проведения опытов на лугах. Вестн. с.-х. наук, 6. — Раменский Л. Г. (1938). Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель.

Центральный сибирский
ботанический сад СО АН СССР,
г. Новосибирск.

(Получено 18 III 1968).

УДК 581.9 : 001.4

Д. В. Лебедев

ОБ ОДНОМ НЕОБХОДИМОМ, НО ДО СИХ ПОР ОТСУТСТВУЮЩЕМ ФИТОЦЕНОЛОГИЧЕСКОМ ТЕРМИНЕ[1]

D. V. LEBEDEV. ABOUT AN INDISPENSABLE THOUGH STILL LACKING PHYTOCOENOLOGICAL TERM

В статье критикуется широко распространенное в геоботанической литературе употребление термина «таксон» для обозначения единиц классификации растительности. Предлагается новый термин «фитоценон», обозначающий фитоценологические подмножества (классы) любого ранга (как синузиальные, так и территориальные). Элементами, входящими в фитоценон, являются реальные фитоценозы.

VII Международный ботанический конгресс (Стокгольм, 1950 г.) ввел в «Международный кодекс ботанической номенклатуры» новый термин «таксон», заменив им применявшиеся ранее термины — «систематическая группа» и «таксономическая группа». Этому термину соответствует понятие с совершенно определенным содержанием, о чем свидетельствуют первые две статьи указанного кодекса.

«Статья 1. Таксономические группы любого ранга обозначаются в настоящем кодексе как таксоны...

Статья 2. Каждое растение рассматривается как принадлежащее к ряду таксонов последовательно соподчиненных рангов, среди которых основным является ранг вида...» (Международный кодекс ботанической номенклатуры, 1959 : 18).

Еще лучше эта определенность содержания понятия выражена в следующих словах А. Л. Тахтаджяна (1966): «Таксон есть группа реальных организмов, рассматриваемая как формальная единица на любом уровне иерархической классификации. Другими словами, таксон есть множество, элементами которого являются реальные организмы» (стр. 34).

Нововведение оказалось очень удачным, и термин быстро завоевал всеобщее признание. Это объяснялось не только чисто формальными (лингвистическими) его достоинствами: краткостью, благозвучностью, высокой дериватностью (способностью к образованию на его основе производных терминов), легкостью включения в систему любого языка. Самое главное, конечно, в упомянутой строгости и однозначности содержания.

«Классификация есть логическая операция, которая заключается в разбиении данного множества объектов на подмножества, или классы» (Александрова, 1969 : 5), и термин «таксон» был введен для обозначения именно тех «подмножеств», с которыми имеет дело систематика растений. В таком же смысле (как синоним термина «таксономическая единица») он употребляется и в зоологии, что предусмотрено «Международным кодексом зоологической номенклатуры» (1966 : 4, 87 и др.). Подобное единство терминов вполне оправдано. Ботаническая и зоологическая номенклатура независимы друг от друга, но систематика растений и систематика животных основываются на общих принципах, имеют дело с классификацией организмов и оперируют рядом общих фундаментальных понятий («таксон», «вид», «род», «семейство», «тип» и др.). В связи с однозначностью термина «таксон» совершенно однозначный смысл имеют и не требуют пояснений такие его производные, как «эволюция таксонов», «дивергенция таксонов», «конвергенция таксонов», «система таксонов», «ранг таксона» и т. д. Не нуждается в комментариях и название печатного органа Международной ассоциации систематики растений «Taxon», под таким названием издавать журнал может только эта организация (или аналогичная организация зоологов).

---

[1] Редакция «Ботанического журнала» просит ботаников высказаться по поводу предложения Д. В. Лебедева. Обзор различных точек зрения намечается к публикации.

В каждой науке (в каждой системе классификации) для общего обозначения тех классов («подмножеств»), с которыми она имеет дело, должен быть свой собственный термин. Между тем термин «таксон» стал неправомерно применяться и в других разделах ботаники для обозначения понятий «класс» («подмножество») в классификационных системах самых разных множеств. Особенно тяжелую форму приняло это в геоботанической литературе, в которой широко распространились такие выражения, как «таксоны растительности» или «фитоценотические таксоны». К большому сожалению, их можно найти даже на страницах цитированной выше превосходной монографии В. Д. Александровой «Классификация растительности» (1969 : 184, 186, 208, 229, 236 и др.).

В то же время с удовлетворением можно процитировать «Геоботанический словарь» О. С. Гребенщикова (1965 : 138), в котором термину «таксон» в скобках дано пояснение — «систематическая единица» (удачней было бы, конечно, «группа»), а в качестве немецких эквивалентов приведено два слова: «Sippe. Taxon». Напомним, что во всех немецко-русских словарях слово «Sippe» переводится на русский язык как «род, клан, родня».[1]

Нам кажется, что говорить о «таксонах» растительности столь же неправильно, как и о «таксонах» климатов, книг, археологических объектов, геологических отложений,[2] элементарных частиц материи, болезней, химических соединений, почв,[3] ареалов[4] и т. д. Во всех этих и других случаях должен быть образован специальный термин, соответствующий специальному понятию данной науки, или же — при отсутствии такого термина — употребляться общий термин «класс» («подмножество»).

Для того, чтобы прекратить дальнейшее злоупотребление термином «таксон», лишающее его неоценимого преимущества, а именно однозначности, мы и хотим предложить здесь новый термин «фитоценон»[5] для обозначения фитоценологических «подмножеств» любого ранга, как синузиальных, так и территориальных. Он должен заменить в фитоценологии не только неправомерный термин «таксон», но и ряд других бытующих в литературе не очень определенных выражений: «фитоценотическая единица», «единица растительности», «таксономическая единица», «классификационная единица». Перефразируя А. Л. Тахтаджяна, мы можем сказать, что «фитоценон есть множество, элементами которого являются реальные фитоценозы» и, что «фитоценон есть группа реальных фитоценозов, рассматриваемая как формальная единица на любом уровне иерархической классификации». От этого термина могут быть получены производные «классификация фитоценонов», «номенклатура фитоценонов»; «категория фитоценона» [аналог «таксономической категории» (см. Тахтаджян, 1966 : 34)], «ранг фитоценона» и др.

---

[1] В. Циммерман, например, строго разделяет эволюцию таксонов (Sippenphylogenetik) и эволюцию признаков (Merkmalsphylogenetik), (Zimmermann, 1959).

[2] С. Г. Жилин обратил наше внимание на появление в геологической литературе нового термина «стратон», обозначающего стратиграфические подразделения любого ранга и категории (Егоян, 1969), «подмножества» стратиграфической классификации.

[3] В литературе по почвоведению получил распространение термин «педон».

[4] Недавно в литературе появился термин «ареон» (Holub u. Jirásek, 1967), на что указал нам М. Э. Кирпичников после написания этой заметки.

[5] Корни слова греческие. В латинизированной форме написание термина таково: phytocoenon, i n, множественное число phytocoéna, orum. За консультацию благодарю Н. Н. Забинкову и М. Э. Кирпичникова.

По аналогии могут быть образованы термины «зооценон» и «биоценон».

Предлагаемый термин краток, легко произносится, может быть включен в любую языковую систему, совершенно однозначен, причем его буквальное значение соответствует содержанию понятия. Однотипность его с уже существующими терминологическими аналогами («таксон», «стратон») является важным дополнительным преимуществом.

Введение термина «фитоценон» будет, нам кажется, полезным не только для фитоценологии, так как такого явно необходимого термина в ней еще нет, но и для систематики, предотвращая неправильное употребление прекрасного термина «таксон».

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. (1969). Классификация растительности. — Гребенщиков О. С. (1965). Геоботанический словарь. — Егоян В. Л. (1969). О некоторых основных положениях стратиграфии. Изв. АН СССР, сер. геолог., 6. — Международный кодекс ботанической номенклатуры. (1959). — Международный кодекс зоологической номенклатуры. (1966). — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. — Holub J. u. Jirásek V. (1967). Zur Vereinheitlichung der Terminologie in der Phytogeographie. Folia Geobot. Phytotax. 2. — Zimmermann W. (1959). Die Phylogenie der Pflanzen. 2. Aufl.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 28 IV 1970).

СООБЩЕНИЯ

УДК 612.014.43 : 581.43 : 582.736

А. Г. Ломагин, М. Е. Зубова и Т. А. Антропова

ТЕПЛОВАЯ ЗАКАЛКА КОРНЕЙ *VICIA FABA* L.

С 1 рисунком

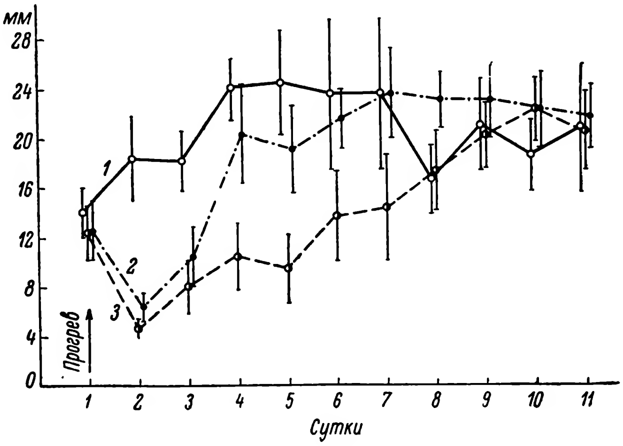
A. G. LOMAGIN, M. E. ZUBOVA AND T. A. ANTROPOVA.
HEAT HARDENING OF *VICIA FABA* L. ROOTS

Предварительное выдерживание проростков *Vicia faba* L. при 37° С повышает теплоустойчивость их корней. Рост корней закаленных проростков после тестирующего прогрева тормозится в меньшей степени, чем рост корней контрольных проростков.

Клетки высших растений реагируют повышением теплоустойчивости в ответ на действие супероптимального нагрева. Такое повышение теплоустойчивости — тепловая закалка — обнаружено в эксперименте как с целыми растениями (Laude a. Chaugule, 1953; Бухарин, 1958; Yarwood, 1961; Кислюк, 1962), так и с изолированными листьями, кусочками листьев (Александров, 1956; Александров и Фельдман, 1958; Ломагин, 1961; Yarwood, 1961, и др.) и с культурой тканей плодов (Schroeder, 1963). Сведений о возможности тепловой закалки корней или других подземных органов, насколько нам известно, нет. Этот вопрос представляет интерес в связи с тем, что корни по сравнению с надземными частями растения находятся в условиях иного температурного режима. Кроме того, большинство экспериментов по тепловой закалке проведено на закончивших рост листьях, поэтому интересно было получить закалку интенсивно делящихся клеток корневой меристемы. Целью настоящей работы явилось исследование способности корней *Vicia faba* L. к тепловой закалке.

Бобы *Vicia faba* L. (сорт Русский черный) в течение двух суток намачивались при 24—25°. Затем они очищались от кожуры и помещались на двое суток в прокаленный песок для правильной ориентации роста корня. После этого бобы высаживались в аэрируемый аквариум при 19—20° и у них определялся прирост корней за одни сутки. Затем проростки были разбиты на 3 группы таким образом, чтобы средняя скорость роста корней во всех группах была одинаковой. В каждой группе было по 11—16 проростков. Одна группа помещалась на 3 часа во влажную камеру при 37° для теплового закаливания. Через 10 минут после прекращения закалки эта группа подвергалась тестирующему прогреву в течение 10 минут при 42°. Вторая группа подвергалась только тестирующему прогреву в той же дозе, что и первая. Наконец, третья группа проростков не испытывала воздействия ни закаливающего, ни тестирующего прогревов. Все три группы были снова высажены в аэрируемый аквариум. Ежедневно у проростков всех групп определялся прирост главного корня (боковые корешки удалялись по мере возникновения).

Суммированные результаты двух серий опытов показали (см. рисунок), что под влиянием предварительной тепловой обработки теплоустойчивость корней бобов заметно повышается. Рост корней у закаленных проростков в меньшей степени тормозится тестирующим прогревом, чем у незакаленных. На третий день после тестирующего прогрева скорость роста корней закаленных проростков уже достоверно не отличается от скорости роста корней неповрежденной контрольной группы. Корни же проростков, не подвергавшихся предварительной тепловой обработке, догоняют по интенсивности роста контрольную группу только на седьмые сутки. Наибольшая разница в интенсивности роста закаленных и незакаленных корней наблюдалась через 3—4 дня после тестирующего прогрева. Кроме того, примерно у 45% незакаленных и прогретых проростков отмирал кончик корня, в то время как закалка снижала отмирание кончика корня до 4% (см. таблицу).



Влияние тепловой закалки на теплоустойчивость роста корней *Vicia faba* L.

По оси абсцисс — время после начала измерений роста корней проростков разных групп; *по оси ординат* — прирост главного корня (в мм): *1* — без тепловой обработки, *2* — после закалки (3 часа при 37°) +10-минутного прогрева при 42°, *3* — после 10-минутного прогрева при 42°.

Влияние тепловой закалки (3 часа при 37°) на выживаемость кончиков корней проростков *Vicia faba* L. после 10-минутного прогрева при 42°

Вариант	Число проростков в опыте	Число проростков с отмершим кончиком корня через 9 дней после тестирующего прогрева
Без прогрева	15	0
Закалка + тестирующий прогрев	24	1
Только тестирующий прогрев	27	12

Таким образом, клетки корневой меристемы *Vicia faba* L. обладают способностью к тепловой закалке так же, как и клетки листьев высших растений.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Я. (1956). Цитофизиологический анализ теплоустойчивости растительных клеток и некоторые задачи цитоэкологии. Бот. журн., 41, 7 : 939—961. — Александров В. Я. и Н. Л. Фельдман. (1958). Исследование реактивного повышения устойчивости клеток при действии нагрева. Бот. журн., 43, 2 : 194—213. — Бухарин П. Д. (1958). О температуре листьев и жароустойчивости некоторых культурных растений. Физиолог. раст., 5, 2 : 123—131. — Кислюк И. М. (1962). Повышение жаростойкости молодых растений хлебных злаков при тепловой и холодовой закалках. Бот. журн., 47, 5 : 713—715. — Ломагин А. Г. (1961). Изменение устойчивости растительных клеток после кратковременного действия высокой температуры. Цитология, 3, 4 : 426—436. — Laude H. M. a. B. A. Chaugule. (1953). Effect of seedling development upon heat tolerance in bromgrasses. Journ. Range Mangement, 6 : 320—324. — Schroeder C. A. (1963). Induced temperature tolerance of plant tissue in vitro. Nature, 200, 4913 : 1301—1302. — Yarwood C. E. (1961). Acquired tolerance of leaves to heat. Science, 134, 3483 : 941—942.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 31 IX 1969).

УДК 531.3 : 547.949.7+547.912 : 581.45 : 582.734.3 (—17)

Л. М. Закман

СУТОЧНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СОДЕРЖАНИЯ ПИГМЕНТОВ ПЛАСТИД В ЛИСТЬЯХ МЕСТНОЙ И ИНТРОДУЦИРОВАННОЙ РЯБИНЫ ЗА ПОЛЯРНЫМ КРУГОМ

L. M. ZAKMAN. DIURNAL VARIATIONS IN THE PLASTID PIGMENTS CONTENT IN THE LEAVES OF THE LOCAL AND INTRODUCED ROWAN TO THE NORTH OF THE ARCTIC CIRCLE

Прослежены изменения содержания пигментов пластид в листьях двух видов рябины — аборигенной и переселенной из Алма-Аты — на протяжении суток во время круглосуточного полярного дня. Отмечены зависимость изменений от условий освещения и присутствие в листьях интродуцента лютеин-эпоксида.

Вопрос о суточных колебаниях содержания пигментов пластид в листьях растений неоднократно являлся предметом обсуждения. В. Н. Любименко (1916) писал, что возможны колебания в содержании пигментов, вызываемые резкими изменениями освещения и температуры; у растений, особенно чувствительных к свету, он допускал возможность существования суточных колебаний — уменьшения и увеличения количества пигментов. Суточную динамику содержания хлорофиллов наблюдала Т. В. Баврина (1959) в листьях растений короткого и длинного дня; она считает, что суточные изменения в листьях — результат биосинтеза пигментов, который у цветковых растений, так же, как и у хвойных, может осуществляться в темноте. В условиях полярного дня (Шахов и др., 1960) наблюдали два подъема содержания хлорофиллов и каротиноидов: дневной (12—15 часов) и ночной (24—3 часа); с наступлением темных ночей максимум содержания хлорофилла перемещался на конец ночи или ранние утренние часы. Авторы делают вывод, что повышенное содержание пигментов в ночные часы обеспечивает более полное поглощение рассеянной солнечной радиации. Д. И. Сапожников, З. М. Эйдельман и др. (1962) показали зависимость суточных изменений содержания лютеина и виолаксантина в листьях от условий освещения и связь этих изменений с процессом фотосинтеза. Т. Н. Годнев и Э. Ф. Шабельская (1964), изучая суточные изменения количества пигментов при естественном освещении и выравненной температуре, пришли к выводу о незначительности или отсутствии таких колебаний. Н. И. Адейшвили (1966) показала, что в листьях чая (*Thea sinensis* L.) содержание и соотношение хлорофиллов почти не меняются в течение суток; изменения каротина связаны с интенсивностью освещения (его содержание увеличивается при максимуме света); суммарное количество ксантофиллов не изменяется, однако происходит изменение разности процентного содержания лютеина и виолаксантина в течение суток, в прямой зависимости от изменения интенсивности освещения.

Исследование суточных изменений содержания пигментов пластид имеет важное значение для понимания механизма их биосинтеза, так как на протяжении сравнительно короткого периода (сутки) при частых определениях (каждые 2—3 часа) легче уловить взаимосвязь между компонентами пигментной системы.

Общеизвестна зависимость фотосинтеза от интенсивности освещения: пигменты пластид являются фоторецепторами, поэтому можно предположить и их изменение (количественное и качественное) в зависимости от естественных изменений освещенности. Представлялось особенно интересным проследить в условиях круглосуточного полярного дня и сравнить реакцию пигментной системы растений как местных, так и переселенных из южных и восточных районов СССР на Крайний Север.

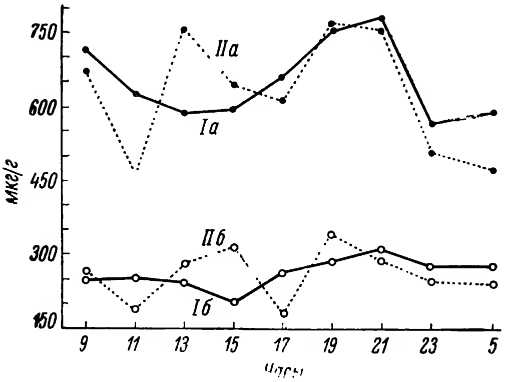


Рис. 1. Динамика содержания хлорофиллов в листьях рябин в течение круглосуточного полярного дня.

I — местная рябина; *II* — алма-атинская рябина; *а* — содержание хлорофилла *а*; *б* — содержание хлорофилла *б*. *По оси ординат* — содержание хлорофиллов, в мкг/г сырого веса.

Работа проводилась на стационаре Полярно-альпийского ботанического сада (станция Апатиты) в 1965—1966 гг. Для исследования были выбраны два вида рябины: местный дикорастущий — *Sorbus gorodkovii* Pojark. и интродуцированный из Алма-Аты — *S. aucuparia* L.; растения имели возраст примерно 10—12 лет. Определения велись по методу Д. И. Сапожникова и др. (Бажанова и др., 1964); пробы вполне сформировавшихся листьев отбирались каждые 2—3 часа в течение круглосуточного полярного дня (июнь); освещенность измерялась с помощью люксметра, расчет количества пигментов производился на сырой вес листьев; статистическая обработка данных показала, что достоверными являются различия между параллельными определениями, превышающие 3% (P⩾3%). В наших опытах разница между определениями, которую мы считали нужным обсуждать, всегда превышала эту величину.

Как видно на рис. 1, изменения в содержании хлорофиллов *а* и *б* в течение суток у местного (*I*) и интродуцированного (*II*) вида неоднозначны: кривая содержания хлорофилла *а* в листьях местной рябины имеет два максимума — в ранние утренние часы и вечером, что соответствует освещенности около 30 тыс. люксов; минимальное содержание хлорофилла *а* соответствует максимуму освещения в полдень и минимуму — в светлые ночные часы. Количество хлорофилла *б* в листьях растений местной рябины изменяется незначительно; минимальное отношение хлорофиллов *а* и *б* (*а*/*б*) отмечено ночью (см. таблицу). Иначе ведет себя алма-атинский вид рябины; во-первых, изменения хлорофиллов *а* и *б* имеют бóльший размах и между ними наблюдается большее соответствие; во-вторых, имеется три максимума их содержания (утром, в полдень и вечером); в-третьих, отношение *а*/*б* в светлые часы ночи сохраняется таким же, как и при максимальном освещении, уменьшение его до двух произошло к 15 часам, когда освещенность была еще достаточно высокой. Изменение количества хлорофиллов в процентах от их суммарного содержания в листьях изученных растений колебалось незначительно.

Особенно наглядно разница в реакции пигментной системы аборигенного и интродуцированного вида проявилась в суточных изменениях содержания каротиноидов. На рис. 2 и 3 показаны изменения содержания отдельных каротиноидов (в процентах от суммы желтых пигментов) в листьях рябин. В листьях местного вида (рис. 2) изменения абсолютного содержания пигментов и их процентного содержания аналогичны: содержание каротина изменяется мало; максимальное количество лютеина и минимальное — виолаксантина наблюдается в полдень при наиболее ярком освещении. В это же время интенсивность фотосинтеза, по-видимому, является максимальной (мы не получили своих экспериментальных данных за этот год, но в литературе имеются указания, что ход кривых в Заполярье имеет выраженный максимум в полуденные часы — см.: Кислякова, 1962; Закман, 1964). Поэтому можно предположить наличие корреляции между интенсивностью фотосинтеза и максимумом разницы процентного содержания лютеина и виолаксантина в листьях местного вида рябины (в полдень она достигает 36%).

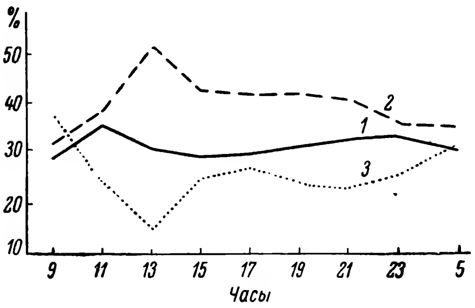


Рис. 2. Динамика содержания каротиноидов (в процентах от суммы желтых пигментов) в листьях местной рябины в течение круглосуточного полярного дня.

1 — каротин; 2 — лютеин; 3 — виолаксантин.

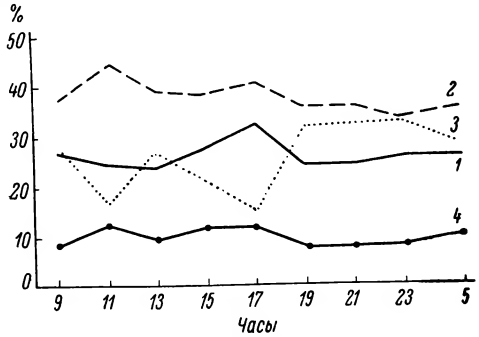


Рис. 3. Динамика содержания каротиноидов (в процентах от суммы желтых пигментов) в листьях алма-атинской рябины в течение круглосуточного полярного дня.

1 — каротин; 2 — лютеин; 3 — виолаксантин; 4 — лютеин-эпоксид.

У алма-атинской рябины (рис. 3) кривая содержания каротина в листьях имеет небольшой подъем к вечеру; изменения в абсолютном содержании лютеина и виолаксантина носят иной характер, чем в листьях местного вида: увеличение и уменьшение количеств этих ксантофиллов идут более или менее сопряженно (с несколько большим разма-

Суточные изменения соотношения между пигментами пластид в листьях местной и интродуцированной рябины (круглосуточный полярный день 16 июня 1966 г.)

Часы определений	Освещенность в тысячах люксов	Местная рябина			Рябина из Алма-Аты		
		хлорофилл a / хлорофилл $б$	лютеин / виолаксантин	разность процентного содержания лютеина и виолаксантина	хлорофилл a / хлорофилл $б$	лютеин / виолаксантин	разность процентного содержания лютеина и виолаксантина
9	32	2.8	0.8	—7	2.5	1.3	9
11	48	2.5	1.5	14	2.6	2.6	28
13	58	2.5	3.2	36	2.7	1.4	12
15	40	2.9	1.7	18	2.0	1.8	18
17	42	2.5	1.5	14	3.4	2.7	26
19	39	2.6	1.6	18	2.2	1.2	4
21	28	2.5	1.7	18	2.6	1.1	4
23	20	2.1	1.4	21	2.6	1.0	0
5	18	2.2	1.1	3	2.5	1.3	8

хом кривых у виолаксантина). Максимум разности процентного содержания наблюдается в 11 и 17 часов.

Известно, что у южных растений (в естественных условиях их обитания на родине) кривая интенсивности фотосинтеза имеет два максимума с депрессией в полуденные часы (Заленский, 1954). Поскольку показано, что система «лютеин—виолаксантин» принимает участие в процессе фотосинтеза (Сапожников и др., 1962, 1964а; Эйдельман, Ходжаев, 1963), можно предположить, что южный вид рябины продолжает сохранять в условиях Заполярья свойственный ему ритм процессов, сопутствующих фотосинтезу; таким образом, перестройка внутренних процессов идет не так легко, как это кажется, если судить по внешним проявлениям жизнедеятельности (алма-атинская рябина на севере регулярно цветет и плодоносит).

Нами обнаружено еще одно различие пигментных систем местной и интродуцированной рябин — во все часы суток в листьях алма-атинской рябины обнаружен четвертый желтый пигмент — лютеин-эпоксид, которого нет в листьях местного вида. Роль этого пигмента пока не выяснена, но данные о его накоплении различными растениями имеются в литературе (Попова, 1965; Сааков, 1966; Ширяева, 1967), и, по-видимому, не является случайным его присутствие только в листьях интродуцированного вида. В нашей предыдущей статье показано, что и в листьях других интродуцентов также содержатся значительные количества лютеин-эпоксида (Закман, 1969).

Таким образом, анализ суточной динамики пигментов пластид позволил обнаружить следующие различия между местным и переселенным с юга на север видами рябин: 1) более значительные колебания содержания хлорофиллов у интродуцента по сравнению с местным растением; 2) различную зависимость от освещения: в то время как в листьях местного вида рябины наблюдается зависимость изменений содержания каротиноидов от интенсивности освещения, у интродуцента ритм изменений не совпадает с динамикой светового фактора; 3) присутствие в течение всего периода суток в листьях интродуцента лютеин-эпоксида, не обнаруженного в листьях местного вида.

ЛИТЕРАТУРА

Адейшвили Н. И. (1966). Изучение пигментов пластид в листьях чайного растения. Автореф. диссерт. — Баврина Т. В. (1959). Суточная динамика в содержании хлорофилла в листьях растений. Физиолог. раст., 6, 2. — Бажанова Н. В., Т. Г. Маслова, И. А. Попова, О. Ф. Попова, Д. И. Сапожников (ред.), З. М. Эйдельман. (1964). Пигменты пластид зеленых растений и методика их исследования. — Годнев Т. Н. и Э. Ф. Шабельская. (1964). К вопросу о наличии суточных колебаний хлорофилла и каротиноидов в листьях некоторых растений. Физиолог. раст., 11, 3. — Закман Л. М. (1964). О зависимости фотосинтеза растений от доз удобрений в условиях Крайнего Севера. Тр. Карельск. ФАН СССР, 37. — Закман Л. М. (1969). Сезонные изменения содержания пигментов пластид в листьях некоторых местных и интродуцированных растений за Полярным кругом. Бот. журн., 54, 8. — Заленский О. В. (1954). О фотосинтезе растений в естественных условиях. Вопр. ботаники, 1. — Кислякова Т. Е. (1962). Фотосинтез и дыхание картофеля в условиях Крайнего Севера. Растение и среда, IV. — Любименко В. Н. (1916). О превращениях пигментов пластид в живой ткани растения. Зап. имп. Акад. Наук, физ.-мат. отд., XXXIII, 12. — Попова И. А. (1965). Разработка и применение метода хроматографии на бумаге для исследования свойств и физиологической роли пигментов пластид. Автореф. диссерт. — Сааков В. С. (1966). Сезонная динамика и внутренняя взаимосвязь пигментов системы каротиноидов. ДАН СССР, 171, 1. — Сапожников Д. И., З. М. Эйдельман, Н. В. Бажанова, Т. Г. Маслова, О. Ф. Попова. (1962). К вопросу об участии каротиноидов в процессе фотосинтеза. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. IV, 15. — Сапожников Д. И., Д. Г. Алхазов, З. М. Эйдельман, Н. В. Бажанова, И. Х. Лемберг, Т. Г. Маслова, А. В. Гиршин, И. А. Попова, В. С. Сааков, О. Ф. Попова, Г. А. Ширяева. (1964). Об участии ксантофиллов в переносе кислорода в процессе фотосинтеза. ДАН СССР, 154, 4. — Шахов А. А., Н. Е. Мишустина, В. С. Шайдуров. (1960). О суточной динамике пигментов у растений в Заполярье. Изв. АН СССР, сер. биолог., 2. — Ширяева Г. А. (1967). О динамике каротиноидов у сосен различных мест обитания. ДАН СССР, 172, 3. — Эйдельман З. М., А. С. Ходжаев. (1963). Динамика световой реакции взаимопревращения ксантофиллов в процессе зеленения. ДАН СССР, 150, 4.

Полярно-альпийский
ботанический сад,
Кировск.

(Получено 3 II 1968).

УДК 581.524.3 : 581.524.4 : 631.411.1 : 631.435.1 (474)

Л. М. Разумова

О СУКЦЕССИЯХ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ПЕСКАХ СОВЕТСКОЙ ПРИБАЛТИКИ

L. M. RAZUMOVA. ON THE VEGETATION SUCCESSIONS ON SANDS IN BALTIC SOVIET REPUBLICS

Естественное зарастание приморских песчаных дюн советской Прибалтики слагается из трех последовательных стадий: 1) сообщества глубококорневищных злаков, 2) сообщества плотнодерновинных злаков, 3) сосновый (или березовый) лес. Видовой состав сообществ первых двух стадий в разных районах Прибалтики различен, в связи с чем здесь четко выделяются два типа сукцессий. На крайнем юге Прибалтики выражен субатлантический тип, а на севере— бореальный.

Своеобразная растительность песчаных дюн советской Прибалтики изучена еще далеко не достаточно, что, по-видимому, обусловливается ограниченной площадью песков, обычно играющих лишь очень небольшую роль в общем ландшафте. Правда, на крайнем юге Прибалтики в Калининградской обл. и в Литве имеются большие скопления песков, требующие коренных пескоукрепительных мероприятий, которые и проводятся здесь с давних пор и в достаточно широких масштабах. Но на всей остальной территории района пески представлены лишь отдельными небольшими массивами, протягивающимися неширокой полосой вдоль морских и озерных побережий. Серьезной опасности для смежных сельскохозяйственных земель или населенных пунктов эти массивы, как правило, не представляют.

Но при всем том изучение растительности прибалтийских песков несомненно заслуживает внимания. Смены растительных сообществ в ходе естественного зарастания и закрепления песчаных дюн прослеживаются здесь очень четко. Представляют интерес и некоторые своеобразные биологические и иные особенности доминирующих на песках многолетних злаков.

Процесс естественного зарастания приморских песчаных дюн Прибалтики слагается из 3 последовательных стадий: 1) сообщества глубококорневищных злаков, 2) сообщества плотнодерновинных злаков, 3) сосновый или березовый лес.

Эти 3 стадии характерны для песчаных морских побережий всей Северо-Западной Европы. Однако видовой состав псаммофитных сообществ на данной территории достаточно разнообразен.

Регель (Regel, 1935—1936) схематически намечает 4 географических типа сукцессий приморской песчаной растительности: атлантико-арктический, бореальный, субатлантический и атлантический. Эти типы, отличающиеся друг от друга в основном видовым составом растений-эдификаторов, географически связаны с определенными природными зонами. Так в зоне хвойных лесов прослеживаются атлантико-арктический и бореальный типы сукцессий. Субатлантический и атлантический типы тяготеют к зоне широколиственных лесов.

В результате ознакомления с литературой, а также собственных исследований нам удалось выяснить географию представленных в Прибалтике типов сукцессий — субатлантического и бореального.

Субатлантический тип, хорошо выраженный на побережьях Северного моря, прослеживается только на крайнем юге советской Прибалтики, а именно в Калининградской обл.

Стадия корневищных злаков представлена здесь в основном сообществами с доминированием *Ammophila arenaria* (L.) Link. Содоминантами в них выступают *Elymus arenarius* L., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Ammophila baltica* Link (=*Calamagrostis epigeios*×*Ammophila arenaria*), иногда — *Festuca arenaria* Osbeck.

В стадии плотнодерновинных злаков преобладают сообщества западноевропейского *Corynephorus canescens* (Bernh.) P. B., в которых нередко, особенно на более поздних стадиях зарастания, обильно представлены лишайники и мхи. В третьей стадии формируются смешанные березовые или сосновые леса (Steffen, 1931; Paul, 1953). Таким образом, господствующие растения трех стадий здесь следующие: 1) *Ammophila arenaria* (*Elymus arenarius*), 2) *Corynephorus canescens*, 3) *Betula verrucosa* или *Pinus silvestris*.

Зарастание приморских песков северной Латвии, Эстонии и Ленинградской обл. соответствует бореальному типу.

В первой стадии здесь преобладает *Elymus arenarius*. *Calamagrostis epigeios*, иногда — *Festuca arenaria* играют роль субдоминантов. *Ammophila arenaria* встречается редко и только в отдельных районах. На второй стадии вместо *Corynephorus canescens* господствует *Festuca beckeri* Hack. (*F. polesica* Zapal.) В третьей стадии формируется сосновый лес.

Таким образом, доминирующие растения здесь следующие: 1) *Elymus arenarius* (*Calamagrostis epigeios*), 2) *Festuca beckeri*, 3) *Pinus silvestris*. Бореальный тип сукцессий прослеживается не только на севере советской Прибалтики, но также и в Финляндии на побережьях Финского и Ботнического заливов. Однако Лемберг (Lemberg, 1933, 1934, 1935), изучавший растительность приморских песков Финляндии, выделяет здесь еще одну стадию сукцессий, которая следует за стадией плотнодерновинных злаков (*Festuca beckeri*); она характеризуется густым растительным покровом, сложенным преимущественно лишайниками и мхами (*Peltigera canina, Cladonia rangiferina, C. sylvatica, Cetraria islandica, Ceratodon purpureus*, *Rhacomitrium canescens*) и др. Участие в растительном покрове цветковых растений здесь незначительно. Лемберг подчеркивает, что формирование соснового леса (последняя стадия зарастания) начинается только тогда, когда на песках сложился достаточно густой моховолишайниковый покров, который приходит на смену сообществам *Festuca beckeri*.

Наши исследования показали, что в советской Прибалтике сообщества с доминированием мхов и лишайников встречаются на песчаных дюнах довольно редко, отдельными фрагментами. Существенного значения в ходе зарастания песков такие сообщества не имеют. Формирование соснового леса начинается непосредственно в стадии плотнодерновинных злаков, а иногда даже в первой стадии, характеризующейся господством *Elymus arenarius*. Мхи и лишайники обычно появляются на песках в изобилии вместе с сосной (а не до сосны).

В сосновых лесах, сформировавшихся в процессе зарастания песчаных дюн, довольно долгое время сохраняются некоторые злаки-псаммофиты, в частности *Festuca beckeri* (приуроченная в лесах к слабо задернованным песчаным участкам) и иногда *Elymus arenarius*, обычно развивающий здесь только стерильные побеги.

Как отмечалось выше, субатлантический тип сукцессий выражен только на крайнем юге советской Прибалтики, а бореальный тип — на севере. Между этими типами сукцессий хорошо прослеживается очень широкий переходный район, который тянется от северной части Куршской косы (Калининградская обл. и Литва) на юге до побережий Рижского залива на севере. Эта зона типично переходная, так как в ее пределах первая стадия зарастания дюн характерна для субатлантического типа (сообщества *Ammophila arenaria*), а стадия вторая — для бореального типа (сообщества *Festuca beckeri*) (см. таблицу).

Следует отметить, что границы между областями распространения сукцессий того или другого типа и переходной зоной не являются абсолютными. Так, *Ammophila arenaria*, столь типичная для первой стадии сукцессий субатлантического типа, распространена не только в области, где выражен данный тип, и в переходном районе, но местами и севернее. Она известна, в частности, на островах Сааремаа и Хиума в Эстонии, на двух небольших островах в восточной части Финского залива и, нако-

Соотношение типов сукцессий растительности на песках Прибалтики

Стадии	Типы		
	субатлантический	переходный	бореальный
1	*Ammophila arenaria*	*Ammophila arenaria*	*Elymus arenarius*
2	*Corynephorus canescens*	*Festuca beckeri*	*Festuca beckeri*

Примечание. В таблице указаны доминанты сообществ.

нец, в одном ограниченном районе юго-западной Финляндии. *Corynephorus canescens*, доминирующий во второй стадии зарастания песков Калининградской обл., встречается местами и в более северных районах, в частности на побережье Латвии. Но здесь данный вид уже не играет существенной роли в составе песчаной растительности.

ЛИТЕРАТУРА

Lemberg B. (1933, 1934, 1935). Über die Vegetation der Flugsandgebiete an der Küsten Finnlands. Acta Bot. Fennica, 12, 13, 14. — Paul K. H. (1953). Morphologie und Vegetation der Kurischen Nehrung, 2. Nova Acta Leopoldina (Abhandl. deutsch. Akad. Naturforscher), 16, 113, neue Ser. — Regel C. (1935—1936). Über die Gliederung der Strandvegetation an der nordeuropäischen Küsten. Memoranda Soc. pro Fauna at Flora Fennica, 12. — Steffen H. (1931). Vegetationskunde von Ostpreussen. Pflanzensoziologie, 1.

Ленинградский
педагогический институт им. А. И. Герцена.

(Получено 12 I 1970).

УДК 582 : 581.9 : 582.865

М. И. Котов

НОВЫЙ ВИД—ВОЛЧЕЯГОДНИК КРЫМСКИЙ (*DAPHNE TAURICA* KOTOV) И ЕГО ГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ

С 1 рисунком

M. I. KOTOV. *DAPHNE TAURICA* KOTOV, A NEW SPECIES OF *DAPHNE*, AND ITS GENETIC AFFINITIES

В работе дается латинский диагноз и описание нового вида волчеягодника *Daphne taurica* Kotov. Он произрастает в Крыму на северном макросклоне первой гряды Крымских гор в Перевальном лесничестве Симферопольского района, в верхнем течении р. Большой Бурульчи на юрских известняках, в переходной полосе от буковых к смешанным лесам в Долгоруковском нагорье. Этот вид относится к Sectio *Daphnanthes* C. A. Mey., Series *Alpinae* Keissl. и является крымским палеоэндемом конца миоцена—начала плиоцена. Этот вид наиболее близок к *D. sophia* Kalen. — эндемичному виду, произрастающему на Среднерусской возвышенности, имеющему также красные плоды. Другая близкая пара видов волчеягодников с черными плодами *D. caucasica* Pall. (растет на Кавказе) и *D. altaica* Pall. (на Алтае и в Тарбагатае). Автор считает, что в сарматский век произрастал общий предок всех этих видов где-то на территории, близкой к Амвросиевке и Крынке, в Донецкой обл., откуда был описан один из ископаемых предков *D. limnophylla* (Unger) Baikovska.

Впервые в Крыму волчеягодник был обнаружен П. С. Каплуновским (1967) в Симферопольском р-не в Перевальном лесничестве на северном макросклоне первой гряда Крымских гор. Он его определил как *Daphne altaica* Pall. Это местонахождение мы посетили дважды: 14 мая 1968 г. и 29 мая 1969 г. В 1968 г. он цвел на 2 недели раньше. В это время волчеягодник был в полном цвету. Среди густых зарослей казацкого можжевельника *Juniperus sabina* L. нам удалось собрать осыпавшиеся плоды волчеягодника со зрелыми семенами. Детально изучив это растение, мы пришли к выводу, что крымское растение было определено неверно и является новым крымским палеоэндемом, еще неописанным. Приводим его описание.

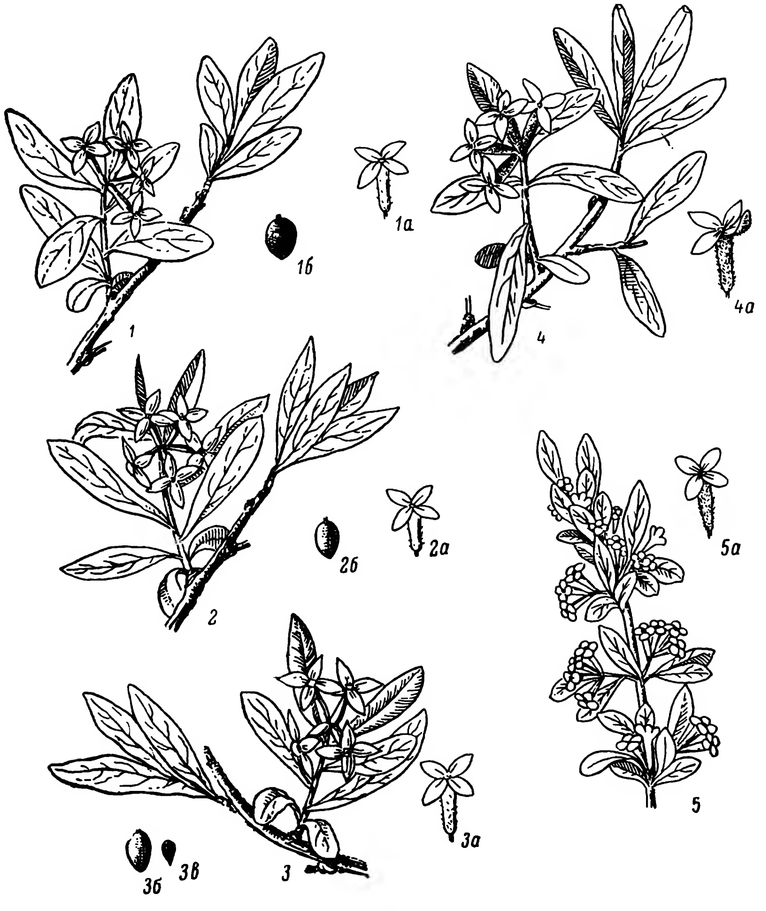
Daphne taurica Kotov species nova — Sectio Daphnanthes C. A. Mey., series **Alpinae** Keissl.

Кустарник около 50—125 см выс., стволики в нижней части до 28 мм диам., кора на стволиках и нижних ветвях темно-бурая, выше — сизовато-белесая, на прошлогодних веточках часто темно-пурпуровая; побеги текущего года зеленоватые, волосистые (цветоносные с более густым опушением, а бесплодные с более редким и не по всей длине; опушение отчасти сохраняется и на верхушках прошлогодних веточек). Листья большей частью продолговато-обратнояйцевидные, обратнояйцевидные (нижние на олиственном побеге), эллиптические и продолговатые, иногда яйцевидные, 4—48 мм дл., 2—10 мм шир. (во время цветения), причем длина пластинки листа в 1.5—5 раз превышает ширину; листья наиболее широкие в начале верхней трети, но нередко около середины или даже заметно ниже с клиновидным, коротким или (у более крупных листьев) удлиненным основанием, но без заметного черешка, сидячие, на верхушке от закрученно-тупых до туповато-заостренных, заканчивающиеся мелким (до 0.5 мм дл.) насаженным острием, цельнокрайные, но с несколько неровными, слабоволнистыми и слегка завернутыми на нижнюю сторону краями, с верхней стороны насыщенно темно-зеленые, с нижней — заметно светлее, но также темноватые, совершенно голые, кожистые и сравнительно жесткие (по-видимому, очень поздно к зиме опадающие). Цветки на коротких, незаметных, 1—3 мм дл. волосистых цветоножках собраны на концах коротких и густо олиственных плодущих веточек в головки, по 3—9, душистые, желтовато-белые, кремовые. Цветок с выпрямленными чашелистиками, 14—17 мм дл., 12—15 мм диам., гипантий цилиндрический 9—10 мм дл., 2—3 мм шир., опушенный в нижней части белыми полуприжатыми извилистыми волосками, кверху редеющими или исчезающими; чашелистики яйцевидные 6—7 мм дл., 3—4 мм шир., туповатые, совершенно голые. Тычинки верхнего ряда выставляются из зева околоцветника; пыльники продолговато-яйцевидные 1.2—1.7 мм дл., светло-желтые; завязь грушевидная около 2.5 мм дл., 1.3—1.5 мм в попереч. диам., к основанию суженная в очень короткую до 0.5 мм дл. ножку, голая и гладкая, зеленоватая; рыльце почти сидячее, головчатое, полушаровидное, 0.4—0.6 мм дл., около 0.8 мм шир. Зрелые костянки темно-красные, молодые красные. Цветет 2/2 V—1/2 VI. Плоды VIII. 2n=18.

Тип. Крымская обл. УССР, Симферопольский р-н, с. Перевальное, Перевальное лесничество, квартал II, ур. Яман-Таш, склон к р. Б. Бурульча, на юрских известняках, в лесу. 29 мая 1969 г. Собрал М. И. Котов. Хранится в гербарии Института ботаники АН УССР в г. Киеве.

Этот кустарник обнаружен на северном макросклоне первой гряды Крымских гор у подножия Долгоруковского нагорья. Встречается он на каменистых склонах с выходами юрских известняков по р. Б. Бурульче в лесном поясе среди разреженного буково-грабового леса, где обнаружен на скалах между зарослями казацкого можжевельника и других кустарников; прослежен на высотах 500—900 м над ур. м. Внизу по склону произрастает двухсотлетний тис *Taxus baccata* L.

Родство. Крымский волчеягодник несомненно относится к сборному ряду *Alpinae* Keissl. также сборной и довольно искусственной секции *Daphnanthes* C. A. Mey. Ряд в целом характеризуется опадающими листьями и представлен тремя хорошо различающимися морфологическими типами; давший название ряду горноевропейский вид *Daphne alpina* L. в пределах СССР не встречается. Приземистый рост, мелкие густо опушенные листья и цветки резко отличают его от всех наших видов. К описываемому виду какого-либо близкого отношения он не обнаруживает. Кавказские виды *D. caucasica* Pall. и *D. axilliflora* (Keissl.) Pobed. также, несмотря на известное габитуальное сходство, вполне определенно отличаются от крымского вида густо опушенными гипантиями и чашелистиками и волосистой завязью. Остаются для сравнения два вида: *D. altaica* Pall. и *D. sophia* Kalen. Можно было бы предположить, что наш вид является третьим членом в их тесной группе. Однако он явно отличается от обоих этих видов, даже взятых вместе как целое. Для *D. taurica* Kotov характерны: более темная кора, кожистые и сравнительно жесткие, с постоянно завернутыми краями, листья, большие размеры и желтоватая, а не снежно-белая окраска цветков, совершенно голые чашелистики (у *D. sophia* Kalen. и *D. altaica* Pall. чашелистики снаружи в нижней части заметно волосистые). О характере различий между всеми тремя видами можно судить по таблице. Следует заметить, что наша таблица, конечно, не исчерпывает всех возможных различительных признаков. До сих пор еще, из-за крайнего недостатка материала, плохо описаны плоды этих видов, не изучено явно нетождественное анатомическое строение их листьев. Во всяком случае отличия между ними, более или менее выраженные, касаются всех органов растения. Е. Л. Кордюм определила у видов *D. taurica* и *D. sophia* 2n = 18.



1 — *Daphne altaica* Pall., веточка с цветками, *1а* — цветок, *1б* — костянка; *2* — *D. sophia* Kalen., веточка с цветками, *2а* — цветок, *2б* — костянка; *3* — *D. taurica* Kotov, веточка с цветками, *3а* — цветок, *3б* — костянка, *3в* — семя; *4* — *D. caucasica* Pall., веточка с цветками, *4а* — цветок; *5* — *D. axilliflora* (Keissl.) Pobed., веточка с цветками, *5а* — цветок.

Frutex ca. 50—125 cm altus, cortice intrunculis vel ramis veterioribus atribrunneo. Folia plerumque oblongo-obovata necnon obovata, elliptica vel oblonga, interdum ovata, 4—48 mm longa, 2—10 mm lata (sub anthesin), 1.5—5—plo longiora quam lata, basi breviter vel longiuscule cuneata, sessilia, apice rotundato-obtusa necnon obtusiuscule acutata, saepissime in mucronem anguste lanceolatum insidentem abrupte attenuata, integerrima, marginibus subrevolutis, supra intense atrivirentia, subtus paulum lucidiora, glaberrima, coriacea, rigidiuscula. Ramuli floriferi breves virescentes, villosiusculi, foliosi; flores in pedicellis pilosiusculis 1—3 mm longis, apice ramulorum 3—9—ne capituliforme congesti, odori, cremei; flos caryophyllaceus 12—15 mm diametro, 14—17 mm longus (sepalis erectis), hypanthium cylindricum 9—10 mm longum, 2—3 mm latum, basi et ad medium pilosiusculum; sepala ovata 6—7 mm longa, 3—4 mm lata, obtusiuscula, glaberrima; antherae oblongo-ovatae 1.2—1.7 mm longae, laete-flavae; ovarium piriforme ca. 2.5 mm longum, 1.3—1.5 mm latum, stipulatum, glabrum, virescens; stigma subsessile semiglobosum 0.4—0.6 mm latum. Drupa matura atrirubra. Floret 2/2 V—1/2 VI. 2n=18.

Typus. RSS Ucr. ditio Taurica, regio Sympheropoliensis, prope pag. Perevalnoje, loco Jaman-tash dicto, in declivibus calcareis ad fl. B. Burulcza, 29 V 1969 (flor.).

Таблица отличительных признаков трех видов

Daphne taurica	*Daphne sophia*	*Daphne altaica*
Кора (на стволиках и нижних ветвях) темно-бурая.	Кора светловато- или серебристо-бурая.	Кора светло-бурая.
Листья (по форме) чаще всего продолговато-обратнояйцевидные, реже эллиптические и продолговатые, с завернутыми краями.	Листья продолговато-обратнояйцевидные или обратноланцетные, реже продолговато-эллиптические, с плоскими краями.	Листья эллиптические и продолговато-эллиптические или обратнояйцевидные и продолговато-обратнояйцевидные, с плоскими краями.
Листья 4—48 мм дл., 2—10 мм шир.; длина листа в 1.5—5 раз превышает ширину.	Листья 5.5—7.5 мм дл., 1.8—15 мм шир.; длина листа в 1.8—7.5 раз превышает ширину.	Листья 8—50 мм дл., 4—12 мм шир.; длина листа в 1.6—5 раз превышает ширину.
Листья сверху насыщенно темно-зеленые, снизу несколько светлее, но также темноватые.	Листья сверху темно-зеленые, снизу значительно более светлые.	Листья сверху зеленые, снизу светло-зеленые.
Опушение на листьях совершенно отсутствует.	Встречаются единичные волоски в нижней части листа.	Наблюдается рассеянное опушение у основания листа.
Листья кожистые, сравнительно жесткие.	Листья травянистые, сравнительно мягкие.	Листья травянистые или полукожистые, сравнительно плотные.
Цветоножки 1—3 мм дл.	Цветоножки ± 1 мм дл.	Цветоножки 0.5—1 мм дл.
Цветки желтовато-белые, кремовые.	Цветки снежно-белые.	Цветки белые.
Цветок (гипантий с выпрямленными чашелистиками) 14—17 мм дл., диаметр отгиба чашечки 12—15 мм.	Цветок 11—14 мм дл., отгиб чашечки 10—12 мм.	Цветок 13—16 мм дл., отгиб чашечки 10—12 мм.
Гипантий 9—10 мм дл., 2—3 мм шир., цилиндрический без перетяжки, в нижней части волосистый, кверху оголенный.	Гипантий 6.5—9 мм дл., 1.5—2.5 мм шир., посередине заметно перетянутый, по всей длине волосистый.	Гипантий 8—10 мм дл., 1.5—2.5 мм шир., почти цилиндрический, по всей длине волосистый.
Чашелистики 6—7 мм дл., 3—4 мм шир., совершенно голые.	Чашелистики 5—6 мм дл., 2.5—3.5 мм шир., снаружи в нижней части волосистые.	Чашелистики 5—6 мм дл., 2.5—3.5 мм шир., снаружи в нижней части волосистые.
Пыльники 1.2—1.7 мм дл., светло-желтые.	Пыльники 1.2—1.5 мм дл., желтые с красноватым оттенком.	Пыльники 1.2—1.5 мм длины, светло-желтые.
Завязь грушевидная, около 2.5 мм дл., 1.3—1.5 мм в поперечном диаметре, голая.	Завязь эллипсоидальная, или эллипсоидально-грушевидная, 2.2—2.7 мм дл., 1.2—1.5 мм диам., с единичными полуприжатыми волосками в нижней части.	Завязь эллипсоидальная или несколько грушевидная, 2—2.2 мм дл., 1.2—1.3 мм диам., голая.
Рыльце (с рудиментом столбика) 0.4—0.6 мм выс., полушаровидное, сверху выпуклое.	Рыльце около 0.4 мм выс., шапочковидное, сверху вогнутое или почти двулопастное.	Рыльце 0.5—0.6 мм выс., шапочковидное, сверху слегка вогнутое.
Костянка темно-красная.	Костянка красная.	Костянка черная.

Legit M. Kotov. In Herbario Instituti Botanicae Ac. Sci. RSS Ucr. Kioviae conservatur.

Affinitas. Species haec a proximis *D. sophia* Kalen. necnon *D. altaica* Pall. cortice atriori, foliis coriaceis rigidiusculis margine subrevolutis (non herbaceis, margine planis), floribus majoribus, cremeis (nunquam candidis), sepalis glaberrimis (non extus in parte inferiori pilosiusculis) atque notis aliis multis differenda. Species caucasicae *D. caucasica* Pall. et *D. axilliflora* (Keissl.) Pobed. minus affines, a nostra hypanthio necnon sepalis, villosulis, ovario apice piloso abhorrent. *D. alpina* L. europaea montana nostrae aliena.

Н. В. Пименова (1954) обнаружила в ископаемой сарматской флоре Амвросиевки *Daphne*, который является одним из предков упоминаемых в этой статье видов, но, к сожалению, она не определила до вида это растение. Позднее это сделала Т. Н. Байковская (Криштофович и Байковская, 1965). Она описала ее как новый вид *Daphne limnophylla* (Unger) Baikovska. Это растение ранее неправильно определяли как *Ledum limnophyllum* Unger. Произрастающая ныне в Западном Средиземноморье в Альпах вечнозеленая *D. alpina* L., вероятно, имеет плиоценовый возраст.

Нами (Котов, 1963) уже отмечалось в литературе, что *D. sophia*, *D. altaica* и *D. caucasica* происходят от какого-то общего предка сарматской флоры. Теперь к этой группе видов мы можем добавить *D. taurica*. В настоящее время четко размежовываются 2 пары: восточная с черными плодами: *D. caucasica* и *D. altaica* и западная с красными плодами: *D. taurica* и *D. sophia*. Но ареалы этих видов очень сильно отдалены друг от друга и нельзя их рассматривать как близкие виды.

В юрский и меловой периоды Крым представлял собой небольшой островок, расположенный среди моря (Атлас палеогеографічних карт, 1960). Его верхнеюрские известняки рифовой природы и яйлы являются образованиями естественными и первичными; они соответствуют поверхности барьерного рифа, который возник вдоль зоны широтного разлома на южной окраине Скифской платформы. Вместе с тем и однородно падающие к северо-западу известняковые слои яйлинской моноклинали являются типичным рифовым шлейфом с первичным наклоном слоев в сторону открытого моря (Ковалевский, 1966). Существовавшая к югу от барьерного рифа суша представляла собой большой самостоятельный массив, сложенный из осадочных пород типа таврического флиша. Этот массив, отдаленный от зарождавшегося барьерного рифа неглубокой лагуной, в дальнейшем энергично разрастался в северном направлении и давил на Крымский край Скифской платформы особенно сильно в ее Аюдаг-Меганомском участке. Здесь в результате этого давления массива произошел значительный сдвиг восточной половины Крымского п-ова в северном направлении. Южная суша, к которой с конца верхнеюрского времени причленился Крымский барьерный риф, высоко поднималась над ним и распространялась до пределов Малой Азии. Только в конце третичного периода эта обширная суша (Понтида, по Добрынину, 1922) по широтному разлому оторвалась от чуждой ей по природе Скифской платформы и погрузилась в глубину Черного моря. Воды моря с этого времени подошли вплотную к обрывам барьерного рифа, ставшего становой грядой Крымских гор.

На Крымский остров предок современной *Daphne* проник с юго-востока в третичное время, в конце сармата, когда через Понтиду Крымский остров соединился с Малой Азией и, возможно, с Закавказьем. Эта связь просуществовала до конца Куяльницкого века (2—3 млн лет тому назад). С этого времени уже существовала *D. taurica*. В плиоценовую эпоху в Киммерийский век Крымский остров соединился на севере с материком. Произошел взаимный обмен растениями. В этот период из Крыма, когда уже наступило значительное похолодание, волчеягодник распространился на север, на Среднерусскую возвышенность и к северо-западу от Донецкого кряжа. На Среднерусской возвышенности, недалеко от границы ледника, сформировался новый мезофильный вид *Daphne sophia*. Интересно, что тогда же из Крыма сюда проникла *Androsace taurica*

Ovcz. и здесь образовала тоже новый вид — *Androsace koso-poljanskii* Ovcz. Видимо, в этот период митрировали из Южных Карпат на Среднерусскую возвышенность виды *Dendranthema zawadskii* (Herbich) Tzvel. и *Daphne cneorum* L. На Среднерусской возвышенности позднее образовался очень близкий к нему вид *D. julia koso-poljanskii* Ovcz.

ЛИТЕРАТУРА

Архангельский Д. Б. (1966а). Пыльцевые зерна сем. *Thymelaeaceae* и *Gonystylaceae*. Бот. журн., 51, 4. — Архангельский Д. Б. (1966б). О пыльце волчеягодниковых *Thymelaeaceae* Jussien Советского Союза. Бот. журн., 51, 11. — Атлас палеогеографічних карт Української і Молдавської РСР. Масштаб 1 : 2 500 000. (1960). — Гамаюнова А. П. (1963). *Thymelaeaceae*. Флора Казахстана, 6. — Гроссгейм А. А. (1962). Флора Кавказа, IV. — Добрынин Б. Ф. (1922). К геоморфологии Крыма. Землеведение, 1—2. — Каплуновский П. С. (1967). О дикорастущем волчеягоднике *Daphne altaica* Pall. как новом виде для флоры Крыма. Бот. журн., 52, 4. — Ковалевский С. А. (1966). Из далекого прошлого. Происхождение Крыма и Черного моря. Природа, 3. — Колаковский А. А. (1955). Ископаемые дендрофлоры Кавказа. Тр. Тбил. бот. инст. АН ГрузССР, 17. — Котов М. И. (1963). Реликтовый элемент в высокогорной флоре южной части Центрального Кавказа. Бот. журн., 48, 4. — Котов М. І. (1965а). Флора Криму та її звъязки з флорами Балкан і Кавказу. Укр. бот. журн., XXII, 5. — Котов М. І. (1965б). Родина Тимелеэві — *Thymelaeaceae*. Визначник рослин України. — Котов М. І. (1967). Походження флори Криму в світлі новых геологічних досліджень. Укр. бот. журн., XXIV, 1. — Криштофович А. Н. (1931). Сарматская флора с р. Крынки. Тр. Высш. совета народн. хоз. СССР, 98. — Криштофович А. Н. и Т. Н. Байковская. (1965). Сарматская флора Крынки. — Маевский П. Ф. (1964). Флора Средней полосы европейской части СССР. — Молявко Г. І. (1956). Палеогеографічний нарис України та суміжних областей в міоценову епоху (ранній і середній міоцен). Геолог. журн. АН УРСР, XVI, 1. — Молявко Г. І. (1960). Неоген півдня України. — Пименова Н. В. (1954). Сарматская флора Амвросиевки. — Победимова Е. Г. (1949). Сем. Волчниковые — *Thymelaeaceae* Adans. Флора СССР, XV. — Keissler K. (1898). Die Arten der Gattung *Daphne* aus der section *Daphnanthes*. Bot. Jahrb., 25. — Radovan H. (1965). Der Endemismus von *Daphne arbuscula* Čelak. Acta Univers. Carolin. Biolog., 3. — Webb D. A. a. G. K. Ferguson. (1968). *Daphne*. Fl. Europaea, 2. Cambridge.

Ботанический институт
Академии наук Украинской ССР,
г. Киев.

(Получено 7 X 1969).

УДК 582.783 (571.6) 581.9

Н. И. Денисов

МАТЕРИАЛЫ К ИЗУЧЕНИЮ АРЕАЛА АМУРСКОГО ДИКОРАСТУЩЕГО ВИНОГРАДА *VITIS AMURENSIS* RUPR.

С 4 рисунками

N. I. DENISOV. A CONTRIBUTION TO THE INVESTIGATION OF THE WILD *VITIS AMURENSIS* RUPR.

Автором установлено наличие амурского дикорастущего винограда на островах залива Петра Великого, что позволяет уточнить юго-восточную часть границы ареала этого вида.

Исследователи Дальнего Востока давно обратили внимание на встречающиеся здесь в изобилии лианы амурского винограда. Впервые он был отмечен Р. К. Мааком во время путешествия по р. Амуру в 1855—1856 гг. и описан Ф. И. Рупрехтом, выделившим его в самостоятельный вид *Vitis amurensis* Rupr. Под этим названием он упоминается К. И. Максимовичем (1861 г.), С. И. Коржинским (1892), В. Л. Комаровым (1907) и другими. Позднее амурский виноград изучали М. П. Цебрий (1938), Е. А. Бережковский (1938), А. А. Рамминг (1948), А. М. Негруль (1946; 1956), А. И. Лебедев (1956), Л. Я. Лебедева (1958) и др.

Ареал этого вида расположен между 40 и 50° с. ш. По данным некоторых авторов (Воробьев, 1935; Тихонов, 1939), амурский виноград распространяется еще дальше — до 51—52° с. ш.

Северная граница произрастания амурского винограда проходит от с. Вознесенское и Падали по направлению к г. Комсомольску, оз. Кидзи, с. Софийску до Буреинских гор. Западная граница идет вдоль предгорий Буреинских гор, через города Свободный и Амгунь, почти до устья р. Зеи. Восточная граница тянется от селений Вознесенское и Троицкое, по рекам Хар, Пихца, к селениям Сопоть, Чуи, Кабули, вдоль предгорья Сихотэ-Алиня; затем она пересекает этот хребет вблизи селения Кхуцина и идет прямо к Советской Гавани. Южная граница проходит вдоль побережий заливов Уссурийского и Амурского к селению Посьет.

За пределами СССР амурский виноград растет в Северном Китае и в Северной Корее (рис. 1).

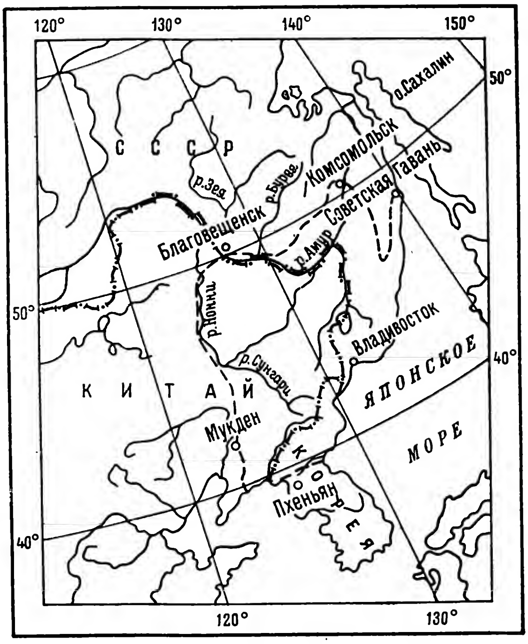


Рис. 1. Ареал амурского винограда (показан штриховой кривой).

В Китае амурский виноград распространен на западе до рек Нонни и Сунгари, на юге встречается в окрестностях г. Мукдена и, по-видимому, достигает северо-восточной части Ляодунского полуострова. В Корее он распространен до Алмазных гор и отсутствует лишь на их более высоких хребтах (на высоте более 900—1000 м).

Рис. 2. Амурский виноград, стелющийся по траве.

Изучение амурского винограда представляет большой интерес особенно для познания происхождения культурного винограда. Представляется возможным его непосредственное использование в культуре в специфических условиях Дальнего Востока; он может служить также исходным материалом при выведении сортов, обладающих высокой зимостойкостью и другими ценными свойствами. Амурский виноград изучают различные научно-исследовательские учреждения, в том числе Дальневосточная опытная станция Всесоюзного института растениеводства (ВИР).

Помимо стационарных наблюдений и исследований с Дальневосточной опытной станции ВИР осуществляются экспедиционные поездки в различные районы Дальнего Востока с целью более полного изучения амурского винограда. В летний период 1968 г. нами были обследованы некоторые острова залива Петра Великого, расположенные в северо-западной части Японского моря: о. Большой Пелис и о. Матвеева (из группы островов Римского-Корсакова), о-ва Попова, Рейнеке, Путятина и Аскольд.

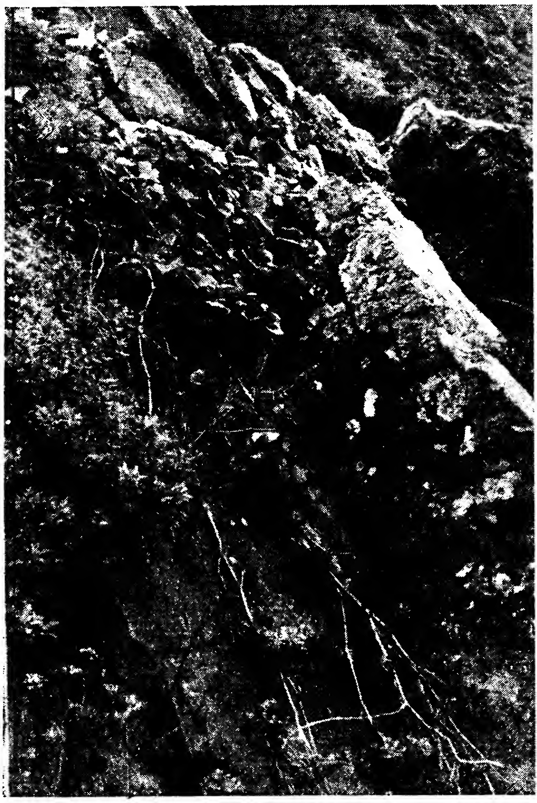


Рис. 3. Амурский виноград, стелющийся по скалам.

Мы выбрали указанные острова, так как в литературных источниках, даже наиболее полных, не нашли указаний о произрастании на этих островах амурского винограда, а Д. П. Воробьев (1968) утверждает, что дикорастущий амурский виноград растет только на материке.

Нами установлено наличие амурского винограда на обследованных островах. На открытых местах он представлен лианами, стелющимися по траве, скалам, камням, осыпям, а на лесных участках — лианами, взбирающимися на деревья и кустарники.

Из древесных растений (среди которых произрастает амурский виноград) на островах наиболее распространены березы *Betula manshurica*

Nakai и *B. dahurica* Kom., липа *Tilia koreana* Nakai, бархат *Phellodendron amurense* Rupr., яблоня *Malus manshurica* Kom., аралия *Aralia manshurica* Rupr. et Maxim. и др. Из лиан, кроме амурского винограда, распространены актинидии *Actinidia arguta* (Sieb. et Zucc.) Planch., *A. polygama* (Sieb. et Zucc.) Maxim. и виноградовник *Ampelopsis brevipedunculata* (Maxim.) Trautv.

Стелющиеся формы амурского винограда (рис. 2 и 3), представленные лианами длиной до 1.7 м и диаметром до 1.6 см, встречаются на островах почти повсеместно.

Лианы среди древесной растительности (рис. 4) достигают высоты 15—18 м и более и имеют диаметр до 10 см. Среди них отмечены плодоносящие экземпляры и особи только с мужскими цветками. Преобладают цилиндрические и цилиндро-конические грозди. Их длина варьирует от 5.0 до 10.3 см, а ширина от 3.1 до 6.4 см. Ягода округлая, длиной от 0.5 до 1.05 см, шириной от 0.5 до 1.1 см.

Рис. 4. Амурский виноград, взбирающийся на дерево.

На островах преобладают лианы с цельнокрайными листьями, но довольно часто встречаются и с 3—5-лопастными.

Резких различий в морфологических признаках амурского винограда (степень рассеченности листа, форма и величина грозди и ягод и т. д.) на материке и обследованных островах не обнаружено. Изолированное произрастание амурского винограда на островах (где нет насаждений культурного винограда) дает основание считать его подлинно диким. По собранным нами данным, дикорастущий амурский виноград имеется также на островах Русском, Рикардо, Стенина и ряде других, находящихся в различных частях залива Петра Великого.

Материалы проведенного обследования позволяют уточнить юго-восточную часть границы ареала амурского дикорастущего винограда. Она проходит через залив Петра Великого от мыса Гамова, южнее островов Большой Пелис, Аскольд и далее в направлении мыса Поворотный.

ЛИТЕРАТУРА

Бережковский Е. А. (1938). Амурский виноград в Средней Азии. Соц. наука и техника, 5. — Воробьев Д. П. (1935). Растительный покров Сихотэ-Алиня и дикорастущие плодово-ягодные растения в нем. Тр. ДВ ФАН СССР, сер. бот., 1. — Воробьев Д. П. (1968). Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока. — Комаров В. Л. (1907). Флора Маньчжурии, III. — Коржинский С. И. (1892). Отчет об исследованиях в Амурской обл. Изв. Восточно-Сибирск. отдела импер. Русск. геогр. общ. за 1892 г., XXIII, 4—5. — Лебедев А. И. (1956). Виноград на Дальнем Востоке. — Лебедева Л. Я. (1958). Биологические особенности амурского винограда дикорастущего и в культуре в Приморском крае. Изв. Тимирязевск. с.-х. акад., 1. — Маак Р. К. (1859). Путешествие на реку Амур, совершенное по распоряжению Сибирского отдела Русского географического общества в 1885 г. — Негруль А. М. (1946). Происхождение культурного винограда и его классификация. Ампелография СССР, 1. — Негруль А. М. (1956). Виноградарство с основами ампелографии и селекции. — Рамминг А. А. (1948). Сорта винограда дальневосточной селекции. Виноделие и виноградарство СССР, 5. — Тихонов Н. Н. (1939). Дальневосточные плодовые и их роль в осеверении плодоводства. Садоводство, 9. — Цебрий М. П. (1938). Амурский виноград и его хозяйственное значение. Вестник ДВ ФАН СССР, 28 (1).

Всесоюзный институт растениеводства,
Ленинград.

(Получено 2 IV 1969).

УДК 581.162 : 582.579.2

Э. А. Бурова

АВТОГАМИЯ У ИРИСОВ

С 1 рисунком

E. A. BUROVA. AUTOGAMY IN SWARDFLAGS (*IRIS* SPP.)

Несмотря на внешние признаки типичного энтомофила, многие виды ириса из подродов *Limniris* и *Xyridion* проявляют ярко выраженную способность к автогамии. Поэтому у этих видов и в природе, и в культуре даже в годы, когда деятельность насекомых-опылителей бывает подавлена погодными условиями, всегда в обилии образуются коробочки.

Ни у кого не вызывает сомнения энтомофильность цветка ириса. Весь облик цветка этого многолетника говорит о том, что ирис — типичное энтомофильное растение. Об этом свидетельствует его ярко окрашенный околоцветник, хорошо выраженные аэродромная и сигнальная функции долей околоцветника, наличие протерандрии и своеобразное пространственное расположение пыльников и лопастей рыльца, глубоко спрятанный нектар, по пути к которому насекомое-опылитель бывает вынуждено войти в контакт с воспринимающей поверхностью рыльца и оставить на нем принесенную с других цветков ириса пыльцу.

Изучавший биологические свойства ирисов Г. И. Родионенко (1961) обратил наше внимание на одно довольно странное на первый взгляд явление, которое наблюдалось им у ирисов. Суть его в том, что как в условиях культуры, так и в природе проявляются резко выраженные различия в образовании семян у видов рода Ирис, относящихся к разным секциям. У одних видов почти все цветки дают коробочки, в то время как у многих других видов наблюдается пониженная способность к образованию плодов. При этом удивительно то, что повышенная завязываемость семян бывает свойственна видам ириса с довольно просто устроенным цветком, видам, менее специализированным к энтомофильному типу опыления. И, наоборот, видам эволюционно наиболее продвинутым, с цветками весьма сложной конструкции, наиболее приспособленными к опылению насекомыми, свойственна пониженная способность к образованию семян. Мы и сами наблюдали, правда, не придавая этому явлению должного значения, что в годы, когда в г. Минске цветение ириса сопровождалось затяжными дождями и опыление не могло произойти из-за отсутствия насекомых-опылителей, такие виды, как *Iris sibirica* L. и *I. pseudacorus* L., обильно плодоносили. Растения этих видов к осени сплошь покрыты нормально выполненными коробочками.

Монограф рода Ирис Дайкс (Dykes, 1909, 1913) предположил наличие самоопыления у видов секции *Limniris*.[1] Он считал, что причина этого феноменального явления кроется в особом строении пыльцы, которое у видов секции *Limniris* резко отлично от видов, представляющих секцию *Iris*. Однако экспериментов для проверки наличия самоопыления у ирисов Дайкс не ставил.

Г. И. Родионенко (1961) выполнил несколько опытов с применением макроизоляторов, убедивших его в наличии самоопыления у *I. sibirica* и *I. setosa* Pall.

Известно много примеров, когда типичные перекрестноопыляемые растения ведут себя в определенных условиях как самоопылители. Так, согласно Олафу Хагерупу (цит. по: Шамурин, 1956) в различных районах, в пределах общего ареала вида, он может опыляться различными способами, обусловленными как климатическими и экологическими факторами, так и другими причинами, например бедностью энтомофауны. Но экологические условия варьируют из года в год, поэтому могут изменяться и способы опыления. В дождливую погоду происходит автогамия, в сухую — перекрестное опыление. Хагеруп, наблюдая способы опыления растений на Фарерских островах, отметил, что анемофильные и энтомофильные растения из-за постоянных дождей становятся автогамными.

А. Н. Пономарев (1960) указывает, что опыление растений следует рассматривать в связи со специфическими особенностями среды их обитания. У типичных анемофилов рода *Stipa* М. П. Солнцева (1965) в дождливую погоду наблюдала клейстогамию. По мнению В. А. Верещагиной (1965), клейстогамия у *Oxalis acetosella* L. — явление экологическое и представляет важнейшее приспособление к фитосреде темнохвойного леса, хотя цветки ее носят явно энтомофильный характер.

По данным З. Г. Беспаловой (1965), некоторые представители сем. *Chenopodiaceae* могут опыляться и ветром, и насекомыми, причем сохраняется и автогамия; преобладание же того или иного способа опыления зависит от погодных условий.

Н. В. Первухина (1967) отмечает, что способы опыления современных покрытосеменных достаточно лабильны, особенно в более суровых условиях существования. Так, по мере продвижения на север клейкое вещество на поверхности микроспор у отдельных видов *Salix* исчезает, и растение, теряя приспособленность к насекомоопылению, становится ветроопыляемым. Из-за отсутствия насекомых у растений Арктики преобладает автогамия.

Чтобы яснее представить причины пониженной и повышенной способности к образованию семян у различных видов ириса, мы провели ряд наблюдений и экспериментов над растениями богатой видами коллекции ирисов в Ботаническом саду Ботанического института АН СССР (БИН) в Ленинграде. Ирисам свойственны особенности, которые, казалось бы, делают невозможной автогамию: во-первых, наличие протерандрии, во-вторых, морфология самого цветка.

---

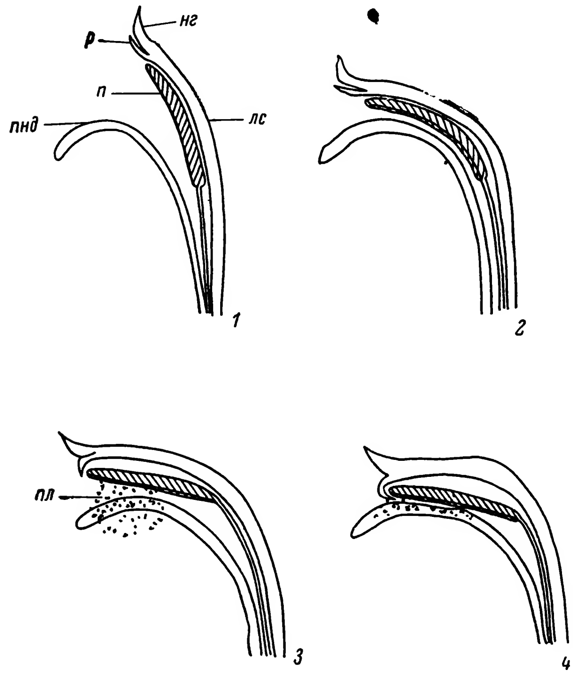
[1] Названия внутривидовых таксонов даются по системе рода *Iris* L., предложенной Родионенко (1961).

Однако наблюдения нас убедили в том, что протерандрия у многих видов носит несколько условный характер, так как к моменту готовности рыльца к оплодотворению пыльцы в пыльниках бывает еще достаточно.

У большинства видов ириса лопасти рыльца расположены высоко над пыльниками, поэтому они практически недосягаемы для собственной пыльцы. Однако ежедневные наблюдения, выполненные в период цветения ирисов, показали, что взаимное расположение наружных долей околоцветника, лопастей столбика пестика и лопастей рыльца на протяжении жизни цветка у некоторых видов ириса изменяется. Возник вопрос, не способствует ли это явление в какой-то мере самоопылению цветка?

Наблюдения, проведенные на большом количестве цветков у *I. sibirica*, подтвердили наше предположение. Оказывается, у этого вида взаимное расположение органов цветка в разные фазы его жизни делает автогамию вполне возможной. Рассмотрим, как это происходит (см. рисунок).

В 10 часов утра у раскрывшегося в этот же день цветка лопасть столбика высоко приподнята над наружной долей околоцветника, а лопасть рыльца плотно прижата к надрыльцевым гребням (см. рисунок, *1*). Через 5—6 часов лопасть столбика начинает приближаться к наружной доле околоцветника, лопасть рыльца остается в прежнем положении, пыльник изгибается, пыльцевые щели слегка приоткрываются (см. рисунок, *2*). Через 20 часов лопасть столбика еще больше приближается к наружной доле околоцветника, рыльце отходит от гребней, занимает вертикальное положение. Пыльник, до этого дугообразно изогнутый, резко выпрямляется, и в этот момент из широко раскрытых щелей пыльцевых мешков в большом количестве выбрасывается пыльца, покрывая поверхность наружных долей околоцветника (см. рисунок, *3*). По истечении 23 часов от начала раскрывания цветка лопасть столбика настолько приближается к пластинке наружной доли околоцветника, что изогнувшаяся лопасть рыльца при малейшем дуновении ветра своей воспринимающей поверхностью скользит по поверхности, усыпанной пыльцой. Пыльца как бы «слизывается язычком» рыльца. Весь процесс длится примерно 24 часа. Наблюдения проводились при температуре 16°, а с повышением температуры до 23° процесс ускорялся; пыльца попадала на рыльце через 18 часов с момента открытия цветка. Таким образом, уже конструкцией цветка *I. sibirica* L. автогамия как бы предусмотрена самой природой на тот случай, если по каким-либо причинам насекомые не смогут опылить цветок.



Отдельные этапы жизни цветка.

Органы цветка: *1* — в момент его раскрывания; *2* — через 5 часов после раскрывания; *3* — через 20 часов; *4* — через 23 часа (подробнее в тексте). *лс* — лопасть столбика, *нг* — надрыльцевые гребни, *р* — рыльце, *п* — пыльник, *пнд* — пластинка наружной доли околоцветника, *пл* — пыльца.

Следует отметить, что пыльца у видов ириса, которым присуща автогамия, согласно нашим наблюдениям, отличается более высокой энергией прорастания, большей жизнеспособностью и однородностью (в образцах пыльцы меньше встречается деформированных пыльцевых зерен).

Для выявления опытным путем наличия самоопыления у разных видов ириса мы пользовались методом крупных изоляторов. Эксперименты проводились в 1967 г. в Минске на территории Центрального ботанического сада АН БССР и в 1968 г. в БИН.

Опыты проводились в 4 вариантах при 2 повторностях: 1) естественная автогамия, 2) искусственная автогамия. 3) гейтеногамия, 4) ксеногамия.

Данные эксперимента, приведенные в таблице, показывают наличие автогамии у *I. graminea*, *I. laevigata*, *I. orientalis*, *I. pseudacorus*, *I. sibirica*, *I. setosa*, *I. ochroleuca*. У этих видов и в природе, и в культуре даже в годы, когда деятельность насекомых-опылителей бывает подавлена погодными условиями, всегда в обилии образуются коробочки.

Таким образом, несмотря на внешние признаки типичного энтомофила, многие виды ириса из подродов *Limniris* и *Xyridion* проявляют ярко выраженную способность к автогамии. Следовательно, предположение Дайкса и Родионенко о наличии автогамии у видов подрода *Limniris* полностью подтверждается нашими экспериментами. Автогамия у тех видов ириса, у которых она возможна, содействует увеличению численности вида и расширению границ его ареала. Интересно отметить, что виды подрода *Limniris* не только обладают хорошей семенной продуктивностью, но семена их к тому же отличаются и хорошей всхожестью (согласно данным Родионенко и нашим наблюдениям).

Однако к автогамии у ирисов способны далеко не все виды. Группа видов, эволюционно более молодых, представляющих подрод *Iris*: *I. germanica, I. albertii, I. imbricata, I. variegata* и другие (см. таблицу), показала в наших опытах с макроизоляторами полную неспособность к автогамии как при естественном, так и при искусственном принудительном самоопылении. Строгими перекрестниками оказались и сорта *I. hibrida* hort. так называемой группы «сортов ириса германского».

Завязываемость коробочек у различных видов и сортов *Iris* в зависимости от способа опыления

Вид и сорт	Автогамия естественная		Автогамия искусственная		Гейтеногамия		Ксеногамия	
	количество цветков	процент завязей	количество цветков	процент завязей	количество цветков	процент завязей	количество цветков	процент завязей
I. aphylla L.	29	—	40	—	41	29	41	31.7
I. alberti Rgl.	12	—	15	—	15	—	15	40
I. graminea L.	10	30	10	50	10	50	15	60
I. germanica L.	15	—	15	—	15	—	15	20
I. hoogiana Dykes	15	—	15	—	15	—	15	60
I. humilis M. B.	—	—	5	20	—	—	7	33
I. ensata Thunb.	10	—	10	—	10	—	10	60
I. laevigata Fisch.	20	35	15	66	10	70	10	80
I. missuriensis Nutt.	10	—	10	60	10	80	10	80
I. orientalis Thunb.	25	12	27	74	28	82	36	89
I. ochroleuca L.	20	20	20	50	25	60	31	70
I. pseudacorus L.	42	31	47	60	49	70	45	31
I. imbricata Lindl.	15	—	15	—	12	—	10	30
I. sibirica L.	50	20	36	83	42	92	41	97
I. setosa Pall.	35	28	33	87	39	95	30	97
I. variegata L.	10	—	10	—	10	—	15	20
'Grakch'	59	—	57	—	64	—	36	42
I. hybrida hort. 'Rhein Nixe'	50	—	64	—	44	—	52	—
'Depute Nomblot'	30	—	39	—	32	—	15	—
'Maori King'	32	—	35	—	33	—	22	—

ЛИТЕРАТУРА

Беспалова З. Г. (1965). О цветении некоторых представителей *Chenopodiaceae*. Тр. БИН АН СССР, сер. 3, 17. — Верещагина В. А. (1965). Экология цветения и опыления *Oxalis acetosella* L. Бот. журн., 50, 8. — Первухина Н. В. (1967). Опыление первичных покрытосеменных и эволюция способов опыления. Бот. журн., 52, 2. — Пономарев А. Н. (1960). Изучение цветения и опыления растений. Полев. геобот., II. — Родионенко Г. И. (1961). Род Ирис — *Iris* L. — Солнцева М. П. (1965). К биологии цветения и эмбриологии ковылей. Тр. БИН АН СССР, сер. 3, 17. — Шамурин В. Ф. (1956). Вопросы опыления у растений (обзор работ Олафа Хагерупа). Бот. журн., 41, 9. — Dykes W. R. (1909). Pollen Grains as a means of Classification. Garden Chr., December, 18-th. — Dykes W. R. (1913). The Genus *Iris*.

Центральный ботанический сад
Академии наук БССР,
г. Минск.

(Получено 3 XI 1969).

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

УДК 581.543 : 001.11

Л. М. Поздова

ИНГИБИТОРНАЯ ГИПОТЕЗА ПОКОЯ У ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

L. M. POZDOVA. THE INHIBITION HYPOTHESIS OF DORMANCY IN ARBOREOUS PLANTS

Способность растений находиться в состоянии покоя — важное биологическое свойство, дающее им возможность переносить неблагоприятные для жизнедеятельности условия. Смена периодов роста и покоя на фоне периодической смены климатических условий является важным приспособлением растений в борьбе за существование.

Известно, что осенью рост деревьев в умеренных широтах прекращается и растения переходят в состояние глубокого или органического покоя. Характерным признаком такого покоя является неспособность к росту при наличии благоприятных для этого процесса внешних условий. Длительность периода глубокого покоя варьирует у разных видов, обычно он заканчивается в ноябре—декабре. Однако из-за отсутствия благоприятных условий для роста растения остаются в состоянии вынужденного покоя. В проблеме покоя наиболее важно выяснение причин возникновения покоящегося состояния у растений и его биохимической природы. Это необходимо для регулирования процессов роста растений, что имеет большое теоретическое и практическое значение. В настоящее время появилось много работ, несколько проясняющих отдельные стороны проблемы регуляции роста и покоя у древесных. Рассмотрение этих работ и является задачей настоящего обзора.

До сих пор нет единого мнения относительно причин перехода растений в состояние покоя. Одни исследователи наступление глубокого покоя у древесных растений связывают с изменениями запасных веществ в почках, в частности с превращением крахмала, другие — со специфическим состоянием биоколлоидов плазмы в этот период. В последние годы все больше исследователей приходит к выводу, что покой древесных растений контролируется соотношением ингибиторов и стимуляторов роста.

Попытки объяснить природу глубокого покоя древесных растений участием в этом процессе регуляторов роста предпринимались довольно давно. Во многих ранних работах наступление покоя у растений связывалось с отсутствием в почках ауксина (Zimmerman, 1936; Avery, 1937; Bennet, Skoog, 1938).

Кассем (Kassem, 1944, цит. по: Eggert, 1953) и Эггерт (Eggert, 1953), наоборот, обнаружили, что содержание ауксина в почках плодовых растений постепенно уменьшается в течение зимы и достигает минимума весной. Они предложили гипотезу, объясняющую покой почек ингибирующим действием в них высоких концентраций ауксина.

Хемберг (Hemberg, 1947, 1949) предложил ингибиторную гипотезу покоя. Эта гипотеза основывается главных образом на том, что существует тесная связь между уровнем эндогенных ингибиторов роста и сезонными изменениями состояния почек у некоторых видов растений. Он, в частности, нашел, что в покоящихся почках картофеля находится значительное количество ингибитора роста, а при снятии покоя обработкой этиленхлоридом или ренднтом содержание его падает. Хемберг (1958) экстрагировал ингибитор эфиром из верхушечных почек ясеня *Fraxinus excelsior* L. Затем проводилось хроматографирование экстракта и ингибитор определялся в различных зонах хроматограммы. В качестве биотеста он использовал прямой рост отрезков колеоптилей овса. Хемберг нашел, что ингибитор, содержащийся в почках ясеня, идентичен β-ингибитору Кеффорда (Kefford, 1955). Содержание этого ингибитора значительно уменьшалось по мере выхода растений из состояния покоя.

Позднее β-ингибиторный комплекс был обнаружен в различных тканях многих растений (Varga, 1957 а, б, в; Varga, Koves, 1959, и др.). В связи с этим одно время широко была распространена точка зрения, что он играет важную роль в регуляции покоя почек у древесных растений. Аллен (Allen, 1960) изучил содержание β-ингибитора у *Pinus palustris* Mill. и показал, что его количество значительно уменьшается при выходе растений из состояния покоя. Подобная же корреляция была обнаружена у растений персика (Blommaert, 1955; Hendershott, Baily, 1955). Филлип и Варейнг (Phillips, Wareing, 1958) показали, что верхушечные почки клена *Acer pseudoplatanus* L. обнаруживают наибольшую ингибирующую активность поздней осенью и ранней зимой и наименьшую — в период активного роста (май—июнь). Кавейз (Kawase, 1966) изучал сезонную динамику ингибиторов роста у 4 видов древесных растений. У хурмы *Diospiros virginiana* L. и вяза *Ulmus americana* L. максимальная активность β-ингибитора отмечалась в ноябре и затем постепенно уменьшалась; в марте почки не обнаруживали ингибирующей активности. У яблони *Malus silvestris* L. и персика такой корреляции не наблюдалось, когда растения выходили из состояния покоя, уровень β-ингибитора в почках был так же высок, как и во время покоя. Гуттенберг и Лейке (Guttenberg, Leike, 1958) сообщают, что у ясеня *Fraxinus excelsior* L. содержание ингибитора в почках действительно падает в связи с постепенным выходом растений из покоя, но у почек сирени *Syringa vulgaris* L. и клена такое снижение наблюдается гораздо позже. К аналогичным выводам привели и наблюдения над почками клубней картофеля (Buch a. Smith, 1959). Не найдено также прямой корреляции между содержанием β-ингибитора и состоянием почек дуба *Quercus pedunculata* Ehrh. (Allary, 1960, 1961).

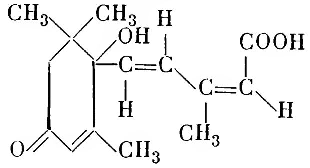
Несмотря на то что β-ингибитору посвящено много работ, выяснению его химической природы уделялось мало внимания. Согласно данным Варги (Varga, 1957б) и Коувс (Koves, 1957), в его состав входят салициловая, орто- и паракумаровая кислоты, а также производные коричной кислоты. Другие исследователи, как правило, ограничивались сообщением о *Rf* этого ингибитора на хроматограмме в определенной системе растворителей. В настоящее время показано, что *Rf* β-ингибитора совпадает с *Rf* нового, недавно открытого гормона — дормина, и что именно он является основным компонентом β-ингибиторного комплекса (Milborrow, 1967).

Недостатком приведенных выше работ является также то, что ингибиторы роста изучались во многих случаях с привлечением только одного колеоптильного теста. Между тем в растительных тканях находится значительное число веществ, которые могут ингибировать прямой рост отрезков колеоптилей пшеницы; и следовательно этого теста явно недостаточно для изучения веществ, участвующих в регуляции покоя растений. Кроме того, из указанных работ не ясно, действительно ли выделенный ингибитор обусловливает состояние покоя или он является следствием его наступления. Этот вопрос частично может быть решен постановкой эксперимента по индуцированию покоя введением ингибитора извне.

Одним из наиболее убедительных доказательств того, что переход в состояние покоя включает активное ингибирование роста являются опыты по фотопериодическому контролю покоя сеянцев древесных растений. Так Варейнг (Wareing, 1954) показал, что сеянцы березы *Betula pubescens* L., растущие на коротком дне, образуют покоящиеся почки. В условиях длинного дня почки возобновляли рост. Когда верхушки побега получали длинный день, а листья — короткий, верхушечные почки остались спящими. Это дает основание предположить, что в листьях на коротком дне образуется какой-то ингибитор, который перемещается затем в верхушки побегов и там проявляется его действие. Действительно, из листьев был выделен ингибитор. Для измерения его ингибирующей активности помимо колеоптильного теста использовалось измерение роста гипокотилей березы. Оказалось, что содержание его в листьях растений, растущих на коротком дне, гораздо выше, чем на длинном дне. Иглс и Варейнг (Eagles, Wareing, 1963) обрабатывали растущие побеги березы ингибитором, выделенным из 2 г листьев растений, росших в условиях короткого дня. Нанесение раствора ингибитора на молодой лист растущего саженца березы вызывало остановку роста у побегов и образование типичных покоящихся почек (плотные прилистниковые чешуи окружали почку, распустившихся листьев не было). Индуцированный таким образом покой был прерван с помощью гиббереллина (в концентрации 100 мг на 1 л воды). На основании этих опытов авторы пришли к выводу, что найденный ими ингибитор, *Rf* которого совпадает с *Rf* β-ингибитора, может играть регуляторную роль в покое древесных растений. Новый ингибитор был назван «дормином» (от английского dormancy — покой).

Обнаружение дормина вызвало большой интерес у физиологов растений. С каждым годом появляется все больше работ, посвященных выяснению химической природы и физиологического действия этого вещества. В 1965 г. Конфорзс с сотрудниками (Conforth, Milborrow, Ryback, Wareing, 1965) выделили дормин в чистом виде и показали, что он идентичен выделенному ранее Эддикоттом (Addicott и др., 1964) абсцизину II или абсцизовой кислоте (АК). В числе природных ингибиторов роста, к которым до недавнего времени относили главным образом фенольные соединения, оказался новый гормон терпеноидной природы. Показано, что «дормин» ($C_{15}H_{20}O_4$) представляет собой сесквитерпеновую кислоту, имеющую гидроксильную группу и кето-группу. Это моноциклическое соединение с двойными связями в боковой цепи.

Абсцизин II



Этот нативный ингибитор обладает очень сильным положительным эффектом Коттона, благодаря этому он может быть определен количественно на спектрополяриметре (Milborrow, 1967). Дэвис с сотрудниками (Davis и др., 1968), а также Гаскин и Мак-Милан (Gaskon, MacMillan, 1968) указывают на возможность определения этого вещества с помощью метода газо-жидкостной хроматографии, позволяющего работать с неочищенными экстрактами.

В лаборатории Конфорзса в Англии был осуществлен синтез абсцизовой кислоты (Conforth и др., 1965). Синтетическая абсцизовая кислота представляет собой рацемическую форму — смесь d и l-изомеров и обладает половинной активностью по сравнению с нативным веществом. Для того чтобы подчеркнуть стереохимическую природу абсцизовой кислоты, предложено обозначать ее нативную форму как S-абсцизовую кислоту, а синтетическую форму как Rs-абсцизовую кислоту (Addicott и др., 1968).

После того как дормин (абсцизовая кислота) был выделен в чистом виде и получен синтетическим путем, сведения о его возможной физиологической роли значительно пополнились. Впервые абсцизин II был выделен Эддикоттом с сотрудниками (Addicott и др., 1964). Свое название он получил за способность вызывать опадение листьев хлопчатника. На способность абсцизина сильно ускорять опадение листьев с черешками у растений колеуса (*Coleus rheneetianes* Berg) указывает Дорфлинг (Dörffling, 1967). Борман с сотрудниками (Borman и др., 1967) показали, что абсцизин подавляет клеточное деление в зоне отделения черешка, ускоряет лизогенное разрушение стеблевой паренхимы и подавляет синтез каллозы в сосудах в зоне отделения; в результате этого через 24 часа после обработки лист с черешком опадает.

На примере 4 видов древесных растений — клена *Acer pseudoplatanus* L., березы *Betula pubescens* L., черной смородины *Ribes nigrum* L., и Айланта *Ailantus* Desf., было показано, что экзогенная абсцизовая кислота может вызывать переход растений в состояние покоя с образованием типичных почечных чешуй. У березы эти чешуи были представлены модифицированными прилистниками, у клена и черной смородины — измененными черешками (El-Antably, Wareing, Hillman, 1967). Однако эти же авторы установили, что АК не влияла на распускание почек у ряда древесных пород — березы *Betula pubescens* L., тополя *Populus trichocarpa* Hook., сливы *Prunus amygdalis* L., и др. Растения оставались в состоянии вынужденного покоя.

Экзогенной абсцизовой кислотой в концентрациях от 5 до 15 PPM (1 PPM соответствует 0.0000001%) опрыскивали побеги на деревьях и срезанные побеги. Задержки в распускании почек не наблюдалось. При погружении срезанных побегов в раствор абсцизовой кислоты (концентрации от 0.1 PPM до 2.0 PPM) почки не распускались. Ингибирующее действие абсцизовой кислоты частично снималось гибберелловой кислотой в концентрации от 10 до 100 PPM.

Литл и Ейдт (Little, Eidt, 1968) сообщают также, что погружение срезанных побегов в раствор абсцизина (в концентрации 10 PPM) задерживало пробуждение почек у ясеня *Fraxinus americana* L. и клена *Acer rubrum* L. Более низкие концентрации (от 0.4 до 2.0 PPM) не задерживали распускания почек. У хвойных *Picea glauca* Moench и *Abies balsamea* L. действие АК на пробуждение почек было выражено слабо (у большинства почек полного раскрывания не наблюдалось, но многие набухли). Опрыскивание побегов на деревьях не вызывало задержки пробуждения почек. Авторы объясняют это плохим проникновением ингибитора в меристематические ткани почки.

Ингибиторное действие абсцизина не исчерпывается его способностью тормозить ростовые процессы и индуцировать состояние покоя у растений. Интересна его функция в цветении. Оказалось, что абсцизин II задерживает зацветание длиннодневного вида плевела опьяняющего *Lolium temulentum* L. (Evans, 1966; El-Antably, Wareing 1966; El-Antably и др., 1967). У короткодневных растений — эпомеи *Pharbitis nil* L., у лебеды *Chenopodium rubrum* L. и земляники при выращивании их на длинном 18-часовом дне абсцизин II индуцировал цветение. Однако у более типичных короткодневных растений — *Xanthium pennsylvanicum* L. и табака сорта Maryland Mammoth абсцизин II в концентрации 5 PPM не вызывал цветения.

Сведения, касающиеся механизма действия абсцизовой кислоты, пока очень скудны. Изучалось в частности, его действие на синтез нуклеиновых кислот (Overbeek и др., 1967). Эти исследователи показали, что при добавлении ингибитора в среду, на которой выращивались растения ряски *Lemna minor* L., подавляется синтез всех фракций нуклеиновых кислот, но максимальная депрессия наблюдается в синтезе ДНК. Авторы предполагают, что абсцизовая кислота блокирует фермент ДНК-полимеразу. По данным Криспилса и Вернера (Chrispeels, Varner, 1966), абсцизовая кислота не действует на дыхание и фосфорилирование, а также на скорость синтеза белка и РНК. Однако Варейнг с сотрудниками (Wareing и др., 1967) нашел, что абсцизовая кислота значительно, почти наполовину, подавляет синтез информационной РНК. На способность абсцизовой кислоты подавлять синтез информационной РНК указывает в своей работе и Вильерс (Villiers, 1968).

Значительный интерес представляет вопрос о взаимодействии абсцизовой кислоты с другими регуляторами роста. При использовании многих биологических тестов абсцизовая кислота действует как ингибитор и снимает действие таких стимуляторов роста как ИУК, ГК и кинетин. Так, в работе Эддикотта с сотрудниками (Addicott и др., 1964) показано, что абсцизовая кислота в очень низких концентрациях способна подавлять рост отрезков колеоптилей пшеницы, индуцированный ИУК. Об этом же сообщается в работе Р. Х. Турецкой с сотрудниками (Turetskaya и др., 1968). Они установили, что абсцизовая кислота подавляет активность ИУК уже в концентрации 1.7 мкг на 1 л воды, в то время как ингибиторы фенольной природы подавляют активность ИУК лишь в более высоких концентрациях. Другие авторы (Aspinall и др., 1967) также указывают, что абсцизовая кислота проявляет ингибирующее действие в значительно более низких концентрациях по сравнению с другими ингибиторами. Так, кумарин в концентрации 10^{-4} *M* снижал прорастание семян салата в темноте до 13.5%, а абсцизовая кислота уже в концентрации $2 \cdot 10^{-6}$ *M* — до 6%.

Имеются данные о том, что АК может выступать как антагонист гиббереллина. Иглс и Варейнг (Eagles, Wareing, 1964) показали, что абсцизовая кислота заметно уменьшает индуцированный гибберелловой кислотой рост карликовых мутантов кукурузы и гороха. Известно, что гибберелловая кислота стимулирует синтез α-амилазы в изолированном эндосперме ячменя. Указанные авторы установили, что абсцизовая кислота подавляет образование редуцирующих сахаров при низких концентрациях гибберелловой кислоты. Криспилс и Вернер (Chrispeels, Varner, 1966) сообщают также, что абсцизовая кислота является эффективным ингибитором образования α-амилазы и протеазы, стимулируемого гибберелловой кислотой. Абсцизовая кислота может подавлять рост, стимулируемый не только $ГК_3$ (рост гипокотилей салата и огурца), но и другими гиббереллинами, такими как $ГК_4$ и $ГК_7$ (рост корешка огурца). На основании этого Эспинал с сотрудниками (Aspinall и др., 1967) считают невозможным связывать механизм действия абсцизовой кислоты с каким-либо одним регулятором роста. В настоящее время получены данные, что обработка раствором АК отрезков побегов кукурузы вызывает заметное снижение уровня эндогенных гиббереллинов. У побегов кукурузы, обработанных абсцизовой кислотой в концентрации 4 PPM, наблюдается заметное снижение уровня эндогенных гиббереллинов. АК препятствует также увеличению содержания нативных гиббереллинов в листьях пшеницы при действии красного света. Таким образом, абсцизовая кислота, видимо, может подавлять биосинтез гиббереллинов (Wareing и др., 1967; Wareing, 1968).

Вопрос о характере взаимодействия дормина и гиббереллина представляет значительный интерес, так как в последнее время в литературе все чаще высказывается мнение, что гиббереллины способствуют выходу почек из состояния покоя и что регуляция покоя почек — результат взаимодействия эндогенных рост-ингибирующих веществ и гиббереллинов (Wareing, Eagles, Robinson, 1964).

Представление об участии стимуляторов роста в прерывании покоя почек перспективно, но, к сожалению, экспериментальными данными еще недостаточно подтверждено. В настоящее время имеются довольно противоречивые сведения по этому вопросу. Ряд авторов указывает, что обработка гиббереллином может снимать состояние глубокого покоя у некоторых видов древесных растений (Eagles, Wareing, 1964, и др.). Бу (Boo, 1961, 1962) сообщает о возможности устранения состояния глубокого покоя гиббереллином у клубней картофеля. Он показал также значительное повышение содержания природных гиббереллинов в клубнях картофеля перед окончанием глубокого покоя. Однако Нагао и Митсуи (Nagao, Mitsui, 1959) сообщают, что обработка гиббереллином клубней *Begonia evansiana* Andr. не может заменить действие низких температур, когда речь идет о прерывании глубокого покоя. К аналогичному выводу приходит и Лейке (Leike, 1967), который изучал влияние гибберелловой кислоты на рост пазушных почек в различные фазы их развития (предпокой, глубокий покой, выход из состояния глубокого покоя) у нескольких видов древесных растений.

Приведенные выше данные показывают, что в изучении природы глубокого покоя у древесных растений сделан значительный шаг вперед. Попытки объяснить это явление с помощью регуляторов роста, и в частности АК, очень заманчивы. Однако в этом вопросе остается еще много неясного. Неизвестно, чем же все-таки объясняется выход из состояния покоя: снижением уровня природных ингибиторов, или появлением стимуляторов роста, или изменением их соотношения. Накопление данных о физиологической роли абсцизовой кислоты все больше указывает на то, что она, по-видимому, «может выполнять общую функцию как фитогормон и что ее нельзя рассматривать как специфический регулятор частных физиологических процессов, таких как покой» (Wareing, 1968).

ЛИТЕРАТУРА

Addicott F. T., H. R. Carns, J. L. Lyon, O. E. Smith, J. L. McMeans. (1964). On the physiology of abscisins. В кн.: Régulateurs naturells de la croissance végétale. — Addicott F. T., J. L. Lyon, K. Ohkuma, O. E. Smith, J. W. Conforth, B. V. Milborrow, G. Ryback, P. F. Wareing. (1968). Abscisic acid: a new name for abscisin II (dormin). Science, 159, 3822. — Allary S. (1960). Évolution annuelle des substanses inhibitrices acids des bourgeons de *Quercus pedunculata* Ehrh. Compt. rend. Acad. Sci., 250, 5. — Allary S. (1961). Remarques sur le rôle du complexe inhibiteur β dans la dormance des bourgeons de *Quercus pedunculata* Ehrh. Compt. rend. Acad. Sci., 252, 6. — Allen R. M. (1960). Changes in acid growth substances in terminal buds of longleaf pine saplings during the breaking of winter dormancy. Physiol. plant., 13, 3. — Aspinall D., L. C. Paleg, F. T. Addicott. (1967). Abscisin II and some hormone-regulated plant responses. Austr. Journ. Biol. Sci., 20, 5. — Avery G. S., D. R. Burkholder, H. B. Creigton. (1937). Production and distribution of growth hormone in shoots of *Aesculus* and *Malus* and its probable role in stimulating cambial activity. Amer. Journ. Bot., 24, 4. — Bennet I. P., F. Skoog. (1938). Preliminary experiments on the relation or growth-promoting substances to the rest period in fruit trees. Plant physiol., 13. — Blommaert K. L. I. (1955). The significance of auxins and growth inhibiting substances in relation to winter dormancy of the peach tree. Union of South Africa, Dept. Agr. Sci. Bull. (оттиск). — Boo L. (1961). The effect of gibberellic acid on the inhibitor β-complex in resting potato tuber. Physiol. plant., 14, 3. — Boo L. L. (1962). Gibberellin-like substances in the potato tuber during and after the rest period. Svensk. Bot. Tidskr., 56, 1. — Bormann C., A. Spurr, F. T. Addicott. (1967). Abscisin, auxin and gibberellin effects on the developmental aspects of abscission in cotton. Amer. Journ. Bot., 54, 1. — Buch M. L., O. Smith. (1959). The acidic growth inhibitor of potato tuber in relation to their dormancy. Physiol. plant., 12, 4. — Chrispeels M. J., J. E. Varner. (1966). Inhibition of gibberellic acid induced formation of α-amilase by abscisin II. Nature, 212, 5066. — Conforth J. W., B. V. Milborrow, G. Ryback. (1965). Synthesis of (±)-abscisin II. Nature, 206, 4985. — Conforth J. W., B. V. Milborrow, G. Ryback. (1966). Identification and Estimation of (±)-abscisin II. (dormin) in plant extracts by spectropolarimetry. Nature, 210, 5036. — Conforth J. W., B. V. Milborrow, G. Ryback, P. F. Wareing. (1965). Chemistry and physiology of dormin in sycamore. Identity of sycamore dormin with abscisin II. Nature, 205, 4978. — Davis L. A., D. E. Heinz, F. T. Addicott. (1968). Gas-liquid chromatography of trimethylsilyl derivatives of abscisic acid and other plant hormones. Plant physiol., 43, 9. — Dörffking K. (1967). Blattfall beschleunigende Eigenschaft zweier «Hemmstoffe» aus Erbsenpflanzen Nachweis von (+)-abscisin II. (dormin). Wiss. Z. Univ. Rostock. Math.-naturwiss., 16, 4. — Eagles C. F., P. F. Wareing. (1963). Experimental induction of dormancy in *Betula pubescens.* Nature, 199, 4896. — Eagles C. F., P. F. Wareing. (1964). The role of growth substances in the regulation of bud dormancy. Physiol. plant., 17, 3. — Eggert F. B. (1953). The auxin content of spur-buds of apple as related to the rest-period. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 62. — El-Antably H. M. M., P. Wareing. (1966). Stimulation of flowering in certain short-day plants by abscisin. Nature, 210, 5033. — El-Antably H. M. M., P. F. Wareing, J. Hillman. (1967). Some physiological responses to d. l. abscisin (dormin). Planta, 73, 1. — Evans L. T. (1966). Abscisin II: inhibitory effect on flower induction in a long-day plant. Science, 151, 3706. — Gaskin P., J. MacMillan. (1968). Plant hormones. VII. Identification and estimation of abscisic acid in a crude plant extract by combined gas chromatography-gass-spectrometry. Phytochemistry, 7, 9. — Guttenberg H., H. Leike. (1958). Untersuchungen über den Wuchs und Hemmstoffgehalt ruhender und triebender Knospen von *Syringa vulgaris.* Planta, 52. — Hemberg T. (1947). Studies of auxins and of growth-inhibiting substances in the potato tuber and their significance with regard to its rest-period. Acta Hort. Berg., 14, 5. — Hemberg T. (1949). Significance of growth-inhibiting substances and auxins for the rest-period of the potato tuber. — Physiol. plant., 2, 1. — Hemberg T. (1958). The occurence of acid inhibitors in resting terminal buds of *Fraxinus.* Physiol. plant., 11, 3. — Hendershott C. H., L. F. Bailey. (1955). Growth-inhibiting substances in extracts of dormant flower buds of peach. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 65. — Kawase M. (1966). Growth-inhibiting substances and bud dormancy in woody plants. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 89. — Kefford N. P. (1955). The growth substances separated from plant extracts by chromatography. Journ. Exp. Bot., 6, 16. — Koves E. (1957). Papierchromatographishe Untersuchungen der äther löslichen Keimungs-und Wachstumshemmenden Stoffe der Haferspelze. Acta biol. szeged., 3, 3—4. — Koves E., M. Varga. (1958). Growth-inhibiting substances in rice straw. Acta Biol. Szeged., 4, 1—2. — Leike H. (1967). Wirkung von Gibberellinsäure auf ruhende Knospen verschiedener Gehölze. Wiss. Z. Univ. Rostock. Math.-Naturwiss. Reihe, 16, 4—5. — Little C. H. A., D. Eidt. (1968). Effect of abscisic Acid on budbreak and transpiration in woody species. Nature, 220, 5166. — Milborrow B. V. (1967). The identification of (+)-abscisin II (+)-dormin in plants and measurement its concentrations. Planta, 76, 2. — Nagao M., E. Mitsui. (1959). Studies on the formation and sprouting of aerial tubers in *Begonia evansiana* Andr. III. Effect of gibberellin on the dormancy of aerial tubers. Sci. Rept. Tohoku Univ., 25. — Overbeek J. V., J. E. Loeffler, M. J. Mason. (1967). Dormin (abscisin II), inhibitor of plant DNA synthesis? Science, 156, 3781. — Turetskaya R., V. Kefeli, M. Kutaček, K. Vackova, N. Tschumakovski, T. Krupnikova. (1968). Isolation and some physiological properties of natural plant growth inhibitors. Biol. plant., 10, 3. — Phillips I. D. J., P. F. Wareing. (1958). Studies in the dormancy of sycamore. Seasonal changes in the growth-substance content of the shoot. Journ. Exp. Bot., 9, 27. — Varga M. (1957a). Examination of growth-inhibiting substances, separated by paper chromatography in fleshy fruits. I. Results of the bioassay of the chromatograms obtained from the ether extract of the fruits. Acta biol. Acad. Sci. hung., 8. — Varga M. (1957б). Examination of growth-inhibiting substances separated by paper chromatography on fleshy fruits. II. Identification of the substances of growth-inhibiting zones on the chromatograms. Acta Biol. szeged, 3, 3—4. — Varga M. (1957в). Examination of growth-inhibiting substances separated by paper chromatography in freshy fruits. III. Change in. concentration of growth-inhibiting substances as a function of ripening. Acta Biol. Szeged., 3, 3—4. — Varga M., E. Koves. (1959). Distribution and quantitative changes of the β-inhibitor in the various organs of the bean plant during ontogeny. Acta Biol. Acad. Sci. Hung., 9, 4. — Villiers T. A. (1968). An autoradiographic study of the effect of the plant hormone abscisic acid on nucleic acid and protein metabolism. Planta, 82, 4. — Wareing P. F. (1954). Growth studies in woody species. The locus of photoperiodic perception in relation to dormancy. Physiol. plant., 7, 2. — Wareing P. F. (1968). Abscisic acid as a natural plant growth regulator. III symposium on plant growth regulators. Torun. (Poland). — Wareing P., C. F. Eagles, P. M. Robinson. (1964). Natural inhibitors as dormancy agents. В кн.: Collog. intern. du centre national de la recherche scient, 123. — Wareing P. F., H. M. M. El-Antably, I. Good, I. Manull. (1967). The possible role and mode action of abscisin (dormin) in the regulation of plant growth and development. В кн.: Wachstumsregulatoren bei Pflanzen. Rostock. — Zimmermann W. A. (1936). Untersuchungen über die räumliche und zeitliche Verteilung des Wuchsstoffes bei Bäumen. Z. f. Bot., 30.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 3 VII 1969).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.522.6

L. van der PIJL. Principles of dispersal of germs in higher plants. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, 1969. Pp. VII + 154, with 26 fig. (**Л. ван дер Пэйл.** Принципы распространения зачатков высших растений, 1969)

R. E. LEVINA AND V. F. VOYTENKO. (A REVIEW)

Автор рецензируемой книги известен своими работами по эволюционной экологии цветка и плода. Итогам этих исследований были посвящены его выступления на последних международных ботанических конгрессах. Уже одно это обстоятельство привлекает внимание к настоящей обобщающей работе.

Большой интерес книга Л. ван дер Пэйла представляет, в частности, для советских читателей. Во-первых, в силу ряда причин (Левина, 1956) в нашей отечественной литературе почти отсутствуют сводные работы по экологии плода. Во-вторых, в рецензируемой книге приводится много фактических данных, касающихся тропической флоры, что очень расширяет представления ботаников внетропических широт. И, наконец, некоторые принципиальные критические замечания автора относятся также и к работам наших отечественных ботаников.

Книга Пэйла состоит из введения и 9 глав очень разных по объему. Справочный аппарат книги включает библиографию (200 названий, в том числе 7 работ русских и советских авторов), указатели — предметный и латинских названий растений и животных.

В специальной небольшой главе и в ходе всего изложения автор уделяет серьезное внимание уточнению терминологии. Он подчеркивает, что допускаемая часто взаимная подмена терминов, относящихся к цветку и плоду, мешает выявлению таксономических и филогенетических отношений (стр. 15).

Всю работу пронизывает единый эволюционно-экологический принцип, что в равной мере относится и к освещению фактического материала, и к теоретическим обобщениям. Большое значение придается смене функций одних и тех же морфологических структур в ходе приспособительной эволюции (некоторые примеры будут приведены ниже).

Основному обзору способов распространения плодов и семян предпослана небольшая по объему (стр. 13—19) глава «Связь (relation) между цветками, семенами и плодами». В ней подчеркивается тройственная природа функций цветка: спорогенез, оплодотворение и эмбриогенез, формирование семени и плода. Хотя эти различные сферы более или менее обособлены в их приспособлениях, но имеется и некоторое взаимодействие структур и функций. По-видимому, неизбежно — отмечает автор — взаимодействие между опылением и дисперсией.[1] Влияние фазы цветения на семя или плод обозначается как postludial, а обратное влияние (антиципативное) как preludial. Примером влияния первого типа, по Пэйлу, может служить односемянность плода у анемофильных растений, так как, по его мнению, сокращение числа семязачатков до одного связано с анемофилией. Влияние типа preludial прослеживается, например, у сложноцветных: уже в цветках чашечка превращается в хохолок, который функционирует только при плодах.

Другие вопросы, рассматриваемые в этой главе, более принципиальны, и мы вернемся к ним позже.

Около половины книги (57 стр. из 135) занимает V глава, посвященная обзору экологических классов растений, устанавливаемых по агентам распространения (дисперсии). Автор справедливо отмечает, что общепринятую последовательность изложения материала в аналогичных сводках — от авто- и анемохории к зоохории — нельзя мотивировать ни логически, ни исторически. Он называет далее ряд ошибочных положений, на основании которых Сернандер (1927 г.) впервые высказал идею примитивности анемохории у покрытосеменных: 1) однообразие европейских голосеменных, которые все являются анемохорами, 2) отрицание примитивности раналиевых, 3) ложная аналогия между семенами и анемохорными спорами, 4) ложная концепция примитивности сережкоцветных и первичности анемофилии, 5) концепция первичности мелких семян.

---

[1] Приходится употреблять этот термин, так как более принятый в нашей литературе — диссеминация — Пэйл относит только к семенам и вовсе им не пользуется.

В рецензируемой работе обзор начинается с зоохории как наиболее древнего способа дисперсии, причем материал группируется не по типам зачатков, а по агентам разноса — от беспозвоночных и рыб до приматов. В особый раздел вынесена лишь эпизоохория, но она помещена после анемо- и гидрохории.

Пэйл часто ссылается в своем обзоре на известные сводки (Sernander, 1906, 1927 г.; Ridley, 1930 г.; Müller, 1955 г.) и на отдельные работы последних лет, но по некоторым группам животных — агентов разноса приводятся и данные наблюдений автора в тропиках. Наиболее интересные сведения сообщаются относительно роли современных рептилий, некоторых групп млекопитающих и муравьев. Так, например, на Галапагосских островах некоторые виды черепах поедают плоды кактусов, что стимулирует прорастание их семян. А для прорастания семян местной формы томатов прохождение через кишечник именно черепах является обязательным условием. Жвачные (в частности антилопы) африканской саванны распространяют многие виды акаций и других бобовых, поедая их мясистые опадающие бобы с исключительно твердыми семенами. Новыми в отношении мирмекохории являются экспериментальные данные о том, что в элайосомах муравьев привлекает не масло, а особые летучие вещества, действующие как аттрактанты, на которые муравьи реагируют мгновенно. Остановимся на основных обобщениях автора, касающихся зоохории.

На основании прямых наблюдений и анализа сенсорной физиологии и этологии различных групп животных Пэйл устанавливает совокупность (по его терминологии синдром) признаков плодов и всего растения, характеризующих приспособленность к определенным агентам разноса. Такие синдромы признаков приводятся для плодов, распространяемых рептилиями, птицами, млекопитающими (в частности летучими мышами и приматами) и муравьями. Так, заурохорные плоды (распространяемые рептилиями) окрашенные, душистые и формируются близ почвы (базикарпия) или опадают по созревании. Орнитохорные плоды тоже ярко окрашены, но лишены запаха и висят высоко в кронах деревьев. Для этих плодов характерны небольшие размеры и прочная защита семян от переваривания. Плоды, распространяемые летучими мышами, напротив, отличаются крупными размерами, блеклой окраской и специфическим неприятным запахом прогорклого масла; плоды эти располагаются снаружи от листвы, нередко свисающие. Широкоизвестное и довольно загадочное явление каулифлории и кауликарпии автор рассматривает как приспособление к опылению и распространению летучими мышами (хироптерохория). Такой способ дисперсии наблюдается у кауликарпических видов различных тропических семейств: *Palmaceae, Moraceae* (включая *Antiaris toxicaria* и многие виды *Ficus*), *Annonaceae, Sapotaceae, Anacardiaceae* и др.

Приматами охотно потребляются «панцирные» плоды с очень плотным экзокарпием и сочной тканью внутри, образованной ариллоидами семян (*Garcinia, Durio*) или эндокарпием (цитрусовые).

Связи, существующие между растениями и агентами их расселения, по мнению автора, покоятся обычно не на сопряженной эволюции, а на использовании прежних связей, возникших в ранее существовавших биоценозах. Но с этим утверждением можно согласиться лишь отчасти. Оно справедливо, например, для орнитохории примитивных магнолиевых и бобовых, семена которых снабжены саркотестой или ариллоидами и являются первично заурохорными. Но далее автор говорит о вторичной орнитохории, возникшей благодаря видоизменению анемохорных или других типов зачатков (*Vanilla* из орхидных, *Wulfia, Clibadium* из сложноцветных, *Prasieae* из губоцветных). В отдельных случаях отмечается морфологическая перестройка плодов (семян), которая трактуется как проявление экологической дивергенции от заурохории к орнитохории и хироптерохории (*Inga* из бобовых), или к орнитохории и распространению обезьянами (род *Durio*).

Эти факты, как и особые формы мимикрии (стр. 36—39), многообразие маммалиохорных плодов, соответствующее разнородности класса млекопитающих, и синдромы признаков, установленные автором для различных классов эндозоохорных плодов, — все это говорит в пользу сопряженной эволюции отдельных групп семенных растений и животных.

В отношении мирмекохории отметим лишь наиболее интересные положения. В силу того, что муравьи являются филогенетически молодой группой, все мирмекохорные приспособления плодов и семян связаны с быстрой сменой функций ранее существовавших морфологических структур. Этим обстоятельством Пэйл вполне правдоподобно объясняет чрезвычайно различную морфологическую природу элайосомов, которыми служат карункулы и строфиоли, базальные участки околоплодника, особые придатки колосков и даже гаустории эндосперма (*Pedicularis silvatica*).

Автор ссылается на мнение Брезинского (Bresinsky, 1963 г.), который расценивает изменения в дисперсии, в частности и в мирмекохории, как важный фактор видообразования (особенно для *Anchuseae*).

Придерживаясь эволюционного принципа изложения, вслед за зоохорией автор останавливается на ветре как агенте дисперсии. По его мнению, анемохория в ходе эволюции возникала многократно, как и анемофилия у зоофильных групп растений. В то же время отмечается и отсутствие корреляции между способом опыления и дисперсией. Так, орхидные, как известно, весьма специализированные энтомофилы, но имеют очень мелкие анемохорные семена; из анемохорных сложноцветных только немногие опыляются ветром, а анемохоры среди анемофильных осоковых являются исключением.

Как добавочное приспособление анемохория возникает уже у древних голосеменных, первично у зоохорных. У скрытосемяпочковых (*Angiovulatae*) происходит в этом направлении перестройка в семенах и плодах. Справедливость концепции первичности зоохории по сравнению с анемохорией подтверждается отсутствием последней у примитивных раналиевых, явно вторичным характером ее у сережкоцветных и широким распространением в семействах, занимающих верх системы цветковых.

Приводимая автором классификация анемохоров не носит ярко выраженного эколого-эволюционного характера, и в основу ее положен агент разноса. Среди анемохоров выделены три типа: метеоранемохоры (парящие и планирующие в воздухе), хамехоры («перекати-поле» русских авторов) и анемобаллисты (разбрасывающие семена при раскачивании ветром длинных цветоносов). Первый, самый обширный тип включает 4 группы зачатков: пылевидные, пузыревидные, перистые и окрыленные. Для всех групп приводится значительный по объему описательный фактический материал.

Вода играет ограниченную роль в распространении зачатков сухопутных растений и более значительную — у прибрежных и болотных видов. Различаются два класса гидрохории: омброгидрохория (распространение зачатков дождевыми потоками; сюда же включены дождевые баллисты) и наутигидрохория (распространение водами рек и океанов). В первый класс зачастую попадают не строго специализированные гидрохоры. Во втором классе выделяется несколько более дробных групп и вариантов. Здесь автор для гидрохорных зачатков также намечает синдром признаков: увеличение поверхности за счет различных выростов, низкий удельный вес благодаря пробковой ткани околоплодника и легкости белков семени, несмачиваемость поверхности зачатка, вымывание или отсутствие ингибиторов прорастания и как следствие выпадение периода покоя. Более сложны приспособления у морских гидрохоров.

Раздел «Эпизоохория» лишен интересных теоретических рассуждений и обобщений. Автор ограничивается описанием зачатков с твердыми колючими или крючковатыми шипами и клейкими выделениями, приспособленными к пассивному разносу на теле животных. Любопытны некоторые детали строения причудливых экзотических плодов. Вместе с тем подчеркивается, что шипы или прицепки на плодах и соплодиях не всегда служат эпизоохорным приспособлением. Нередко они способствуют закреплению («заякориванию») зачатков на дне водоемов (*Trapa, Trapella, Ceratophyllum, Zostera, Blyxa* и др.) или в песках пустынь (*Neurada procumbens*, многие *Pedaliaceae*). Острые колючки на плюске каштана (*Castanea*) расцениваются как защита от поедания незрелых плодов.

После эпизоохории нашли свое место разделы, заключающие V главу книги и посвященные авто- и барохории. Ими автор заканчивает обзор экологических групп дисперсии по агентам разноса. Пэйл обоснованно критикует мнение исследователей, рассматривающих автохорию и барохорию как изначальные способы распространения зачатков; эти способы — явно более поздний этап экологической эволюции.

Однако вызывает серьезные возражения точка зрения автора на границы и объем этих категорий. Во-первых, совершенно нелогично барохорию (осыпание зачатков под действием силы тяжести) противопоставлять автохории, так как при любой форме автохорного распространения действует сила тяжести. Во-вторых, в разделе «Автохория» Пэйлом наряду с действительно автохорными растениями рассматриваются и баллисты, зачатки которых рассеиваются при содействии внешних агентов (воды, ветра, животных). В-третьих, категория барохоров автором непомерно сужена. Бесспорно, что этот способ диссеминации является весьма целесообразным в некоторых, явно вторичных фитоценозах [пустыни, мангровые леса, посевы (Левина, 1957)] и достаточно широко представлен во многих семействах цветковых растений. Пэйл же ограничивается только перечислением 2—3 видов с крупными плодами и семенами, которых можно, по его мнению, да и то с оговорками, отнести к этой категории лишь потому, что у них пока не обнаружены специфические агенты разноса.

Специальная (VI) глава посвящена явлениям «ограничения», «комбинации» и «кооперации», которые сопутствуют расселению растений в природе. Под ограничениями понимаются различные особенности зачатков, препятствующие дальнему рассеиванию, и, напротив, способствующие закреплению их близ материнского растения. Понятиями «комбинация» и «кооперация» автор обозначает сочетание разнотипных приспособлений и наличие различных агентов дисперсии у одного и того же вида растения.

В противоположность обычному рассеиванию зачатков на определенные расстояния, благодаря чему виды завоевывают новые местообитания, в некоторых природных группировках наблюдается значительное сокращение дальности разноса зачатков и редукция приспособлений к диссеминации. Из всех терминов, которыми обозначают это явление (ахория, ателехория, антителехория, топохория и топоспория), автор пользуется первыми двумя.

Пэйл (вслед за Zohary, 1937 г.) признает необходимость некоторых ателехорных приспособлений у растений пустынь для ряда гидрохоров и отмечает опасность сверхдальнего заноса зачатков ветром или морскими течениями, так как в отдаленных местообитаниях мигранты обречены на бесплодие из-за отсутствия специфических опылителей (насекомых, летучих мышей).

Из 10 типов ателехории (упоминаемых, например, у Zohary, 1962 г.) автор подробно обсуждает синаптоспермию, базикарпию и геокарпию. Все эти явления (по Пэйлу) не сводятся только к ателехории, он предлагает для них и другие дополнительные экологические трактовки. Так, например, геокарпия у *Trifolium subterraneum* — обитателя травянистых группировок — рассматривается как средство сохранения плодов от поедания травоядными. В других случаях геокарпия может служить приспособлением к разносу плодов почвенными животными (*Cucumis humifructus*).

Если в V главе подчеркивалось большей частью ясно выраженное соответствие зачатка единственному специфическому способу дисперсии, то здесь (в главе VI) автор уже вскрывает более сложные связи, когда зачатки одного вида рассеиваются более, чем одним агентом. Это явление обозначается как диплохория или даже полихория в противоположность гаплохории. Приводится много интересных фактов из литературных источников; сам автор наблюдал и описал явно выраженные случаи полихории у некоторых тропических видов. Так, плоды *Afzelia bijuga*, *Hippomane mancinella, Phoenix palustris* приносятся морскими течениями к берегам островов, а летучие мыши и птицы транспортируют их в глубь территории.

Вполне очевидная дифференциация в способах рассеивания зачатков наблюдается при гетерокарпии, когда в пределах особи плоды одного типа имеют приспособления к дальнему разносу, а у плодов другого типа такие приспособления полностью редуцированы. Этим достигается и захват новых территорий и «закрепление позиций» близ материнского растения. Автор остроумно подмечает важный биологический смысл гетерокарпии: «не клади все яйца в одну корзину».

Явление гетерокарпии Пэйл рассматривает в разделе «Полихория». Следует заметить, что характер двоякой дисперсии при гетерокарпии существенно отличается от типичной полихории (см. приведенный выше пример); вот почему в случае гетерокарпии нам представляется более точным термин — гетерохория (Левина, 1957).

Заключают обсуждаемую главу заметки по синэкологии, в которых намечаются основные черты дисперсии, характеризующие некоторые сообщества и синузии: пустыни, островную флору, дождевые леса с их типичной синузией эпифитов. Здесь повторяется много данных из предыдущих глав.

Экология плода в полном ее понимании включает, конечно, не только их распространение, но и дальнейшую их «судьбу». С этой точки зрения большого внимания заслуживает специальная (VII) глава книги Пэйла — «Возобновление» (Establishment). В ее вводной части автор перечисляет те звенья цепи, которые обеспечивают успешное выполнение зачатками их функций: созревание (+покой) → «подача»[1] (representation) → дисперсия (+ дозревание + защита + долговечность) → закрепление зачатка (фиксация) → прорастание (+ снятие покоя) → возобновление.

Здесь же подчеркивается, что все эти этапы относятся к растительной особи; о возобновлении растительного вида можно говорить лишь тогда, когда особи достигают репродуктивной фазы.

В главе рассматриваются только конечные звенья цепи — закрепление зачатков и их прорастание, способствующие возобновлению.

Из приспособлений, обеспечивающих закрепление зачатка на субстрате (фиксацию), перечисляются следующие: перистые волоски анемохорных диаспор, заякоривающие шипы на плодах многих степных и пустынных эпизоохоров и некоторых гидрохоров (см. выше), слизистые выделения семян во влажной среде (миксоспермия), самозарывание зачатков, снабженных гигроскопичными выростами (*Erodium, Stipa*). Фиксацию обеспечивают также многие ателехорные приспособления, в частности геокарпия.

Автор относительно подробно останавливается на вивипарии, называя ее «перекидным мостом» между фиксацией и прорастанием. Пэйл отрицает общепринятую точку зрения, согласно которой вивипария мангровых препятствует их распространению. По его наблюдениям, вивипария мангров — вовсе не ателехорное приспособление; он приводит много примеров (виды *Aegiceras*, *Avicennia*, *Amphibolis* и др.), когда проростки разносятся водой, причем у последнего рода только тогда, когда они достигают 7—10 см.

Автор дает свою оригинальную трактовку экологического значения вивипарии для растений сухих пустынь и засоленных местообитаний. В этих случаях вивипария предотвращает прорастание нежного зародыша в гибельных для него условиях, так как у многих галофитов молодой проросток наименее устойчив к засолению.

---

[1] Соответствующее расположение зачатка на растении и средства привлечения, способствующие диссеминации.

В заключении главы обсуждается вопрос о влиянии на прорастание семян в ценозах различных факторов: света, пожаров, ингибиторов, прохождения через пищеварительные органы птиц. Приводятся литературные данные о длительности покоя и долговечности семян.

Несомненно большой интерес представляет VIII глава книги «Эволюция органов дисперсии», в которой автор ставит задачу «дать функциональное обоснование изменению морфологии и прогрессу, наблюдаемому в диаспорах» (стр. 101). В самом начале главы как основа для дальнейшего обсуждения приводится таблица, отражающая локализацию генеративных функций в ходе эволюции растений от папоротников до цветковых (см. таблицу).

Из таблицы видно, что у разноспоровых папоротников функции дисперсии и покоя (выживания) локализованы в спорах, а половая дифференциация и половая подвижность (перенос гамет) — в гаметах. Далее в ходе эволюции происходит сдвиг половой дифференциации через гаплонт и спорангий к взрослому диплонту (у семенных растений). Функция передвижения гамет также смещается и локализуется в микроспорах. Обе функции спор — рассеивание и покой — переходят к семенам и плодам. В связи с этим возникает дополнительная функция — привлечение агентов диссеминации.

Наряду с дифференциацией генеративных функций возникают и противоречия. Так, половая дифференциация гаплонтов затрудняет процесс оплодотворения. Крупные размеры мегаспор имеют явные биологические преимущества, но сильно затрудняют рассеивание спор. Автор высказывает мысль, что водный образ жизни современных разноспоровых как раз и разрешает это противоречие. Новый «конфликт» возникает с появлением завязи, которая препятствует свободному рассеиванию семян (интерфаза II в таблице).

Мегаспорангий, принявший на себя функцию расселения, не был приспособлен к анемохории. Как первичный способ диссеминации рассматривается эндозоохория при участии рептилий (заурохория), что подтверждается в последнее время данными палеонтологов. Обращается внимание на широкое распространение у голосеменных семян с саркотестой или сочными тканями иного происхождения.

Препятствие свободной диссеминации, возникшее с появлением завязи, преодолевается разными путями. У наиболее примитивных покрытосеменных, которых правильнее называть Angiovulatae, плодолистики разрываются разрастающимися после оплодотворения семезачатками; при этом плодолистики иногда даже опадают. В этом случае созревают голые семена с ярко окрашенной саркотестой (вторичная голосемянность!). Следующий этап эволюции — семена с саркотестой в раскрывающихся плодах (примитивные раналиевые, бобовые, ряд однодольных). Во всех этих случаях саркотеста рассматривается Пэйлом не как конвергентный, а как первичный признак, унаследованный от голосеменных. Из саркотесты в дальнейшем возникают ариллусы и разного типа ариллоиды. Наконец, на более позднем этапе функция диссеминации, включая привлечение агентов разноса, переходит к околоплоднику.

Чрезвычайно интересно заключение автора о том, что эволюционно-экологический аспект позволяет понять параллелизм и повторное возникновение сходных структур в цветках и плодах без привлечения какого-либо автономного ортогенеза. Вместе с тем эти повторения не противоречат закону Долло, так как возникают на различной морфологической основе (стр. 120).

Общие положения об экологической эволюции семян и плодов, развиваемые автором, иллюстрируются детально на примере плодов бобовых, эволюции которых посвящена специальная (IX) глава книги.

Наименее удачной нам представляется заключительная (X) глава «Человек и его растения». Хотя и эту главу Пэйл начинает с уточнения терминологии, в частности указывает на недопустимость смешения понятий «антропохоры» и «антропофиты», но в дальнейшем изложении содержание этих понятий остается неясным. Нельзя согласиться и с трактовкой антропохории в узком смысле как специальной формы эпизоохории (подробнее см. Левина, 1957 и 1967). Смешение категорий антропохорных растений с классификацией антропофитов — нередко допускаемая ошибка (см., например, Камышев, 1958).

В нашей литературе широко дискутируется вопрос о принципах классификации и номенклатуры плодов. Можно считать, что Пэйл также включился в эту дискуссию, так как, критикуя восточноевропейские (имеются в виду Румыния, Венгрия, СССР) системы плодов, автор ссылается, в числе других, на работы А. Л. Тахтаджяна (1959 г.), Н. Н. Кадена и М. Э. Кирпичникова (1966), Р. Е. Левиной (1961 г.).

Пэйл выдвигает принципиальные возражения против морфологических классификаций плодов, так как плод в эволюционном отношении самый молодой орган, «где функция доминирует и вызывает бесконечную конвергенцию» (стр. 14). Автор очень убедительно критикует карпологическую терминологию, в которой без разбора используются самые различные критерии — морфологический, онтогенетический, гистологический, экологический, физиологический.

Многие восточноевропейские системы плодов (в числе их авторов Х. Я. Гоби, M. Gușuleac и названные выше советские исследователи) конструируются, по мнению Пэйла, на двойной основе: морфологической и экологической. И хотя их морфологическая основа именуется «генетической», по существу она является лишь онтогенетической. Более глубокая морфология конструктивных частей плода

Перекрестный сдвиг локализации генеративных функций и их противоречия у растений
(Crosswise chift of localisation of generative functions and their conflicts in plants)

	Взрослый диплонт	Спорангий	Споры	Гаплонт	Гаметы	Покоящийся молодой диплонт	Плод
Разноспоровые папоротники.			Отделяющиеся. Рассеивание. Покой.	Начало половой дифференциации.	Половая дифференциация. Перенос гамет.		
Необходимая интерфаза I.			Гетероспория.	Половая дифференциация. Мегагаплонт рассеивается в споре.			
Семенные папоротники.		Половая дифференциация.	Мегаспоры фиксированы, рассеивание утрачено.	Фиксация мегагаплонта на материнском растении. Рассеивание (?) с помощью саркотесты.		?	?
Pre-Angiospermae.	Половая дифференциация.	Старый мегаспорангий сохраняется.	Дальний перенос гамет посредством микроспор.			Рассеивание семян посредством саркотесты, покой.	
Интерфаза II.						Диссеминация нарушена.	
Angiovulatae.	Половая дифференциация. Новые средства привлечения.					Саркотеста. Ариллоид.	Рассеивание плодов. Покой.

в онтогении или вообще игнорируется, или рассматривается на классическом уровне Гетевской типологии (стр. 14); «Все эти системы изливают на нас потоки новых терминов (сотни), которые не могут здесь цитироваться» (стр. 14).

Пэйл считает весьма сомнительным монофилетическое происхождение завязей и плодов покрытосеменных, как и вообще монофилетическую концепцию их филогении. Основываясь на всех этих доводах, он признает единственно приемлемым лишь экологический принцип классификации плодов. Подкупает своей искренностью признание автора в том, что если бы для его книги требовалась морфологическая система плодов, он не мог бы предложить ничего лучшего, чем раскритикованные им системы.

Критику в адрес существующих карпологических классификаций и господствующей в них терминологии приходится признать справедливой. Но нельзя согласиться с тем, что единственно возможной и нужной является лишь экологическая система плодов. Такая система в понимании Пэйла по существу является классификацией диаспор самой различной морфологической природы.

Классификация зачатков, представленная в рецензируемой книге, имеет бесспорное и большое теоретическое значение для познания и путей приспособительной эволюции и формирования сложных связей в биоценозах. Но задачи карпологии значительно шире, так как изучение плодов тесно связано с разработкой многих теоретических и узкоприкладных проблем ботаники. Единая система плодов, основанная на одном каком-либо принципе, не может удовлетворить все запросы, предъявляемые к карпологии. Этим и объясняется тот факт, что: «морфогенетическая карпология, несмотря на все ее достижения, пока не в состоянии разрешить коллизии между теоретическими положениями, которые ею разрабатываются, и насущными практическими потребностями» (Каден и Кирпичников, 1966 : 474).

Для удовлетворения узкопрактических и большинства научно-прикладных запросов нужна разработка четкой и умеренно детализированной морфологической классификации и номенклатуры плодов. Морфогенетический принцип для построения такой системы совершенно необязателен, поэтому конвергентный характер большинства морфологических типов плодов не будет служить препятствием к ее разработке.

Создание морфогенетической (эволюционной) классификации плодов — это частная задача теоретической карпологии. Решение ее — дело будущего, так как пока еще спорны принципы построения такой классификации. Утвердившееся среди наших карпологов мнение, что эволюционная система плодов необходима для разработки филемы покрытосеменных, по существу ничем не обосновано. Для нужд филогенетической систематики важно знать направления филоморфогенеза плодов, иначе говоря, «кодекс» примитивных и вторичных карпологических признаков и детальную морфологию плодов конкретных таксонов. Но ни классификация, ни номенклатура плодов при этом вовсе не нужны. Во всяком случае проблема номенклатуры плодов — это не более чем частный вопрос морфологической терминологии в целом.

Хорошо известно, что для построения системы покрытосеменных цветок имеет не меньшее значение, чем плод, однако филогенетики прекрасно обходятся без особой классификации и номенклатуры цветков.

В заключение нужно сказать, что книга Пэйла выгодно отличается от ранее опубликованных сводок по карпоэкологии. В ней лаконичность изложения сочетается с широкой постановкой проблемы приспособительной эволюции не только плода и семени, но и цветка как единого органа размножения.

Книга прекрасно издана и чтение ее не только будит мысль, но доставляет и эстетическое удовольствие. Был бы несомненно полезен перевод этой очень интересной книги на русский язык.

ЛИТЕРАТУРА

Каден Н. Н. и М. Э. Кирпичников. (1966). Проект новой системы номенклатуры плодов. Бот. журн., 51, 4. — Камышев Н. С. (1958). [Рецензия] Р. Е. Левина «Способы распространения плодов и семян» (1957). Бот. журн., 43, 9. — Левина Р. Е. (1956). Современное состояние и пути развития карпобиологии. Бот. журн., 41, 11. — Левина Р. Е. (1957). Способы распространения плодов и семян. — Левина Р. Е. (1967). Плоды.

Р. Е. Левина и *В. Ф. Войтенко.*

(Получено 28 I 1970).

Ульяновский государственный
педагогический институт
им. И. Н. Ульянова.

УДК 019.941 : 002.01 : 582.26

J. E. Tilden. The algae and their life relations. Fundamentals of Phycology. Facsimile of the 1937 edition. Hafner Publishing Company, New York and London, 1968: 1—550, 257 fig., 9 pl. (**Ж. Тилден.** Водоросли и их жизнь. Основы альгологии, 1968)

K. L. VINOGRADOVA. (A REVIEW)

Рецензируемая работа Ж. Тилден — второе стереотипное издание книги, вышедшей в 1937 г. Она была задумана как учебник, излагающий основы альгологии. В книге отражен собственный опыт автора как систематика и использована обширная литература, которая накопилась ко времени ее написания. В этом труде освещаются некоторые гипотезы автора, касающиеся происхождения и филогении разных классов (отделов) водорослей, вопросы распространения водорослей во времени и пространстве и их классификация. Бóльшую часть книги занимает таксономия отдельных классов. Кроме того, обсуждается значение водорослей в природе и для человека.

По содержанию и объему глав, по полноте изложения ряда первостепенных вопросов альгологии эта работа не вполне отвечает требованиям, предъявляемым к учебникам и сводкам по водорослям.

Глава I «Некоторые гипотезы филогении водорослей» (стр. 1—15) и глава II «Распространение морских водорослей во времени и пространстве» (стр. 16—23) тесно связаны по содержанию. В них автор высказывает и развивает точку зрения о независимом происхождении и параллельной эволюции пяти основных классов (отделов) водорослей. Считая, что основным фактором эволюции пигментов и возникновения различных отделов водорослей был свет (изменение его качества и силы во времени), Тилден делит докембрийское время на пять периодов в соответствии с появлением синезеленых, красных, бурых, золотистых и зеленых водорослей. В самый ранний период, когда атмосфера и вода пропускали очень мало света, хлорофилл мог обеспечить фотосинтез только в присутствии фикоциана. В это время возникли *Cyanophyceae*. Позднее, с изменением освещенности, в какой-то период жизнь стала возможной только при наличии фикоэритрина и т. д. Однако подобное решение проблемы, основанное лишь на эволюции пигментов, является односторонним и не находит сторонников в настоящее время; к тому же выделенные периоды докембрийского времени не подтверждаются данными стратиграфии.

Утверждение о независимом происхождении различных классов (отделов) водорослей, высказываемое автором, трудно опровергнуть, но следует отметить, что в современной альгологии существует и другая, пользующаяся довольно широким признанием точка зрения о взаимосвязанном эволюционном развитии разных отделов водорослей.

Современное распространение водорослей автор связывает с их происхождением, считая, что оно также обусловлено в первую очередь светом: красные и бурые водоросли, как возникшие в эпоху слабой освещенности, приурочены в основном к полярным районам и сублиторали, зеленые, наоборот, — к тропической литорали и т. п. Примеры, подтверждающие эту мысль, подобраны таким образом, что создают впечатление ее полной обоснованности, однако фактическое распространение водорослей не всегда подтверждает эту идею автора. Географическое распространение водорослей — явление, гораздо более сложное.

В главе III «Классификация, основанная на эволюционном развитии со специальным рассмотрением пигментации и запасных веществ» (стр. 24—37) дается характеристика пигментов и запасных питательных веществ у *Cyanophyceae*, *Rhodophyceae*, *Phaeophyceae*, *Chrysophyceae* и *Chlorophyceae*. На этом общая характеристика основных крупных групп водорослей заканчивается. В делении водорослей на классы следует отметить некоторое несоответствие с современными воззрениями. Во-первых, отделы водорослей в их современном понимании Тилден рассматривает как классы. Во-вторых, в один класс *Chrysophyceae* объединяются в качестве подклассов такие эволюционно самостоятельные группы, как собственно *Chrysophyta*, *Bacillariophyta*, *Pyrrophyta*, *Euglenophyta* и *Xanthophyta*. Современные *Charophyta* помещаются как порядок в класс *Chlorophyceae* и т. п.

В систематической части (главы IV—VIII, стр. 48—471) основное внимание уделено синезеленым, красным, бурым и зеленым водорослям, как наиболее знакомым автору по опыту работы. Здесь приводится более подробная характеристика каждого класса, но отсутствует общепринятая в таких случаях глава, где освещались бы в сравнительном аспекте морфология, анатомия, цитология и биология водорослей. В основном здесь обсуждаются вопросы размножения. По мнению автора, существует определенная зависимость между характером смены поколений и экологией: морские сублиторальные формы характеризуются изоморфной сменой спорофита и гаметофита, морские литоральные — преобладанием спорофита и редуцированным гаметофитом или его отсутствием, у пресноводных форм спорофит представлен лишь зиготой. Современные данные не подтверждают наличия подобной закономерности.

Кроме характеристики классов приводятся описания порядков, семейств и родов, сделанные на уровне знаний 40-х годов нашего века. В описаниях родов содержатся сведения об экологии, распространении и практическом использовании водорослей. Читателю следует иметь в виду, что излагаемая в книге система водорослей, положение в ней отдельных таксонов, данные по размножению и т. п. во многом отличаются от современных. Несмотря на это, систематическая часть, иллюстрированная многочисленными рисунками и схемами, может оказаться очень полезной для изучающих водоросли.

В короткой IX главе «Проблема альгологического анализа» (стр. 472—475) затрагивается вопрос о загрязнении воды. Приводятся примеры того, как искусственное или естественное загрязнение ведет к массовому развитию тех или иных водорослей, в частности синезеленых, что приносит вред населению водоемов и скоту. Сами по себе эти примеры интересны, однако всестороннего обсуждения проблемы глава не содержит.

В главе X «Водоросли как пища животных» (стр. 476—487) отмечается, что не только планктонные водоросли, но в большой мере и макрофиты служат источником пищи для рыб и беспозвоночных. Эта глава интересна конкретными примерами, подтверждающими наличие пищевых связей между животными и водорослями.

В конце книги помещена обширная библиография, насчитывающая 671 название.

За 33 года, прошедших со времени опубликования этой работы, альгология обогатилась большим количеством новых сведений, которые не только углубили наши знания, но заставили пересмотреть прежние взгляды на многие вопросы; поэтому книга Тилден в качестве учебника не может полностью удовлетворить современного читателя. В этой связи и нужно рассматривать критические замечания к ней.

Ценность книги заключается в том, что изложенные в ней сведения — итог обобщения огромной литературы. Автор поднимает и обсуждает общие вопросы альгологии, которые и в настоящее время нельзя считать окончательно решенными. Стараясь сделать книгу доступной для начинающих альгологов, он сократил до минимума число терминов и богато иллюстрировал текст рисунками и схемами. Превосходное оформление книги во многом способствует тому, что она сохраняет свою ценность и теперь, причем не только для студентов, но и для специалистов.

Принимая во внимание существующую в настоящее время большую потребность в учебнике альгологии (в СССР отсутствие современного руководства по альгологии ощущается особенно остро), переиздание этой работы можно приветствовать.

К. Л. Виноградова.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 17 III 1970).

УДК 019.941 : 002.01 : 581.526.425+581.526.426 (234)

F. K. Hartmann, G. Iahn. Waldgesellschaften des mitteleuropäischen Gebirges nördlich der Alpen. Bd. I, II, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 1967, 196. S. 636, 37 tab., 2 Karten. (**Ф. К. Гартман, Г. Ян.** Лесные сообщества среднеевропейских горных областей к северу от Альп, т. I, II)[1]

D. N. SABUROV (A REVIEW). *F. K. HARTMANN, G. IAHN.* WALDGESELLSCHAFTEN DES MITTEL-EUROPÄISCHEN GEBIRGES NÖRDLICH DER ALPEN. BD. I, II. 1967

Форма рецензируемой работы несколько необычна для советских геоботаников, но она довольно типична для западноевропейских геоботанических изданий. Основное содержание работы — II том, состоящий из 37 таблиц, включающих более 3000 полных геоботанических описаний лесных сообществ горных районов южной Германии, а также геоботанические и климатические карты этой территории. Текст этого тома почти целиком состоит из дополнений и комментариев к таблицам. Библиография включает 654 названия. Анализу фактического материала, содержащегося в работе, будут посвящены дальнейшие публикации авторов (монография «Ökologie der Walder und Landschaften»).

---

[1] Рецензируемая работа охватывает горные области южной Германии (ФРГ, отчасти ГДР), Австрии и Франции.

В вводной части работы (23 страницы) содержится краткая характеристика исследуемого района и дан обзор использованного материала, здесь излагаются также принципы классификации Браун-Бланке, методы построения таблиц и схема классификации лесных сообществ.

Таблицы подразделяются на два раздела: 1) составленные по оригинальным данным автора (Originaltabellen); 2) составленные по литературным данным и включающие все геоботанические описания, когда-либо сделанные в горных лесах юга Германии (Steitigkeittabellen). Форма построения тех и других одинакова. Каждая таблица включает одну или несколько групп ассоциаций, примерно соответствующих по объему классам или группам ассоциаций советской геоботанической школы. В головках таблиц дается система классификационных единиц. Группы ассоциаций подразделяются на викарирующие (географически замещающие) ассоциации, имеющие некоторые отличия в составе характерных и дифференциальных видов, обусловленные географическими и климатическими особенностями, а также историей развития флоры и растительности разных частей исследуемой территории. В пределах викарирующих ассоциаций устанавливаются субассоциации, отличительные черты которых определяются варьированием экологических условий. Субассоциации примерно соответствуют ассоциациям в нашем понимании, а викарирующие ассоциации — группам ассоциаций. Ниже в головках таблиц для каждого описания приводится географическое распространение классификационных единиц; указывается его автор, год описания и его порядковый номер. В боковике (левом столбце) каждой таблицы дается список видов растений. Он подразделяется по ярусам, а в пределах ярусов — по группам характерных и дифференциальных видов различных классификационных единиц: в начале помещены характерные виды ассоциаций и союзов, затем — дифференциальные виды субассоциаций и ассоциаций, в конце списка — характерные виды порядков и классов. В заголовках для групп характерных и дифференциальных видов указывается, к каким классификационным единицам они относятся, а также их экология и географическое распространение. В пределах групп виды располагаются по степени уменьшения их доминантности. В таблице даются показатели обилия-покрытия и константности.

В I (текстовом) томе для каждого геоботанического описания приводятся данные, не включенные в таблицы (точка описания, экологическая характеристика местоположения, почвенный профиль, таксационные показатели древостоя, примечания к описанию его и дата). Свыше 500 описаний сопровождаются отдельными таблицами с результатами почвенных анализов. Каждая классификационная единица имеет краткий диагноз и экологическую характеристику, указано ее географическое распространение.

Таким образом, рецензируемая работа, в которой собран обширный фактический материал, дана его классификация и установлены диагностические признаки классификационных единиц (группы характерных и дифференциальных видов), представляет собой слитые воедино фитоценотеку и продромус. С точки зрения, систематики растений это соответствовало бы объединению гербария и издания флоры. Описания даны с исчерпывающей полнотой. Принцип классификации растительности по ее признакам вполне правомерен. Метод обработки данных — сортировка, широко применяемая во всех отраслях человеческой деятельности, неопровержим. Фактического материала более чем достаточно. Его обработка проведена с необычайной аккуратностью и пунктуальностью. Никаких рассуждений в работе не содержится. Единственно к чему мог бы придраться «дотошный» ботаник это то, что латинские наименования растений даны без авторов. Главная ценность данной книги — огромный, тщательно собранный и систематизированный фактический материал по горным лесам юга Германии.

Работа является наглядным свидетельством достоинств современного этапа развития классификации растительности по методу Браун-Бланке, классификации бесспорно объективной, основанной преимущественно на флористическом составе сообществ, и вместе с тем с исчерпывающей полнотой учитывающей структуру сообществ, роль видов в составе ярусов, их экологию и географическое распространение. Однако классификация по методу Браун-Бланке особенно эффективна при сравнении большого числа описаний разнообразных сообществ крупных географически единых регионов. Если же имеется ограниченное число описаний и в литературе нет фактического материала для сопоставлений, то этот метод дает сравнительно мало.

Ценность данной работы в том, что она содержит огромный систематизированный материал для различных сопоставлений и может служить одним из «центров кристаллизации» при распространении классификации Браун-Бланке на растительность горных стран в зонах широколиственных лесов и смешанных лесов Европы.

В заключение следует подчеркнуть чрезвычайную важность сопровождения геоботанических изданий сводными таблицами геоботанических описаний, как это широко принято в зарубежной геоботанической литературе. Без таких таблиц очень часто невозможно ни доказать, ни опровергнуть рассуждения и теоретические построения, содержащиеся в работах.

Д. Н. Сабуров.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 26 VII 1969).

УДК 019.941 : 002.01 : 581.5 : 581.526.427

Т. К. Горышина. Ранневесенние эфемероиды лесостепных дубрав. 1969

O. A. SEMIKHATOVA AND V. L. VOZNESENSKY
(A REVIEW). *T. K. GORYSHINA.* PREVERNAL EPHEMEROIDS
IN THE OAKWOODS OF THE FOREST-STEPPE ZONE. 1969

Литература по экологической физиологии растений в конце 1969 г. обогатилась ценной монографией Т. К. Горышиной о ранневесенних эфемероидах лесостепных дубрав (1969 : 1—232 : 96).

В этой книге собраны результаты более чем десятилетней работы автора в заповедной дубраве «Лес на Ворскле» (Белгородская обл.), где исследовались ритмика развития, газообмен, водный режим, устойчивость к неблагоприятной температуре и другие стороны жизни дубравных эфемероидов. Широкий круг вопросов экологии, разносторонняя характеристика биологии и физиологии этих растений, их взаимоотношения в сложных условиях травяного покрова лесных дубрав тесно взаимосвязаны в работе Горышиной. Это позволяет автору ясно и убедительно рассказать читателям об интимных особенностях жизни еще мало изученных интереснейших растений — дубравных эфемероидов.

Книга Т. К. Горышиной состоит из двух частей. Первая часть, занимающая более 3/4 всего объема, посвящена эколого-физиологической характеристике дубравных эфемероидов, во второй части эфемероиды рассматриваются как компоненты лесного ценоза.

Изложение материала Горышина начинает с описания сезонной ритмики развития эфемероидов. Активная вегетация их обычно приурочена к «световой» безлистной фазе развития леса и потому сроки ее как будто определяются условиями освещения. Однако автор показывает, что сроки вегетации эфемероидов скорей диктуются динамикой температурных условий.

В отличие от других работ, посвященных развитию эфемероидов, в исследовании Горышиной фенологические наблюдения охватывают не только короткий период визуально наблюдаемой вегетации. Она проводит анализ всего сезонного цикла и, что особенно важно, в тесной связи с учетом изменений внешних условий. Это позволило выявить, какие изменения в природе служат сигналами для перехода эфемероидов от одной фазы развития к другой, и установить важный факт значительной автономности их сезонного ритма. Комбинируя наблюдения в природе с экспериментами, в которых изменялись условия во время прохождения растениями отдельных фаз развития, Горышина обнаружила термопериодизм у эфемероидов: летнюю термофильную фазу развития и осеннюю криофильную.

Следующая глава посвящена рассмотрению экологических условий под пологом дубовых лесов, где произрастают ранневесенние эфемероиды. Изменение традиционного места этого раздела в книге вполне оправдано, поскольку после анализа всего годичного цикла следует описание эколого-физиологических особенностей эфемероидов в основном в период вегетации. В этой главе отмечено много интересных моментов. Измерения показали, что свет в лесу до развития листвы на деревьях по интенсивности может составлять до 85% от полной освещенности, а по богатству фотосинтетически активной радиации он мало чем отличается от света открытых местообитаний. Таким образом, световые условия весьма благоприятны для весенней вегетации эфемероидов. В тепловом режиме приземного слоя воздуха и почвы автор подчеркивает многообразную роль лесной подстилки: она защищает почву от сильного промерзания, отдает поглощаемое солнечное тепло прилегающему слою воздуха и препятствует быстрому прогреву почвы после схода снега.

Изучив температуру отдельных частей растений, Горышина доказала несостоятельность мнения ряда авторов, что растения растапливают вокруг себя снег благодаря теплоте, выделяемой при дыхании. Экспериментально установлено, что температура ростков при подснежном их развитии практически не отличается от температуры окружающей среды. Только при выходе ростков из снега они несколько нагреваются за счет поглощения солнечной энергии, тогда снег около них и тает.

Очень не прост вопрос о влиянии влажности воздуха и почвы на развитие исследованных растений. Хотя условия влажности весной в общем можно считать благоприятными, в солнечные дни иногда наблюдается значительное снижение относительной влажности воздуха в приземном слое. Кроме того, при интенсивном снеготаянии все понижения микрорельефа затопляются водой. В летнее же время (в период покоя этих растений) влажность почвы нередко падает ниже коэффициента завядания. Следовательно, эфемероиды должны отличаться способностью выносить как избыточное (весной), так и недостаточное (летом) увлажнение.

Важнейшим условием жизни растений является углекислотный режим среды. Этому фактору Горышина уделяет особое внимание. Как показывают ее измерения, содержание CO_2 весной в лесу близко к 0.03%. Интересно, что, несмотря на интенсивный фотосинтез травяного покрова, концентрация углекислоты не изменяется ни в течение суток, ни по вертикальному профилю.

Детальное изучение климатических составляющих в дубравах весной привело Горышину к выводу о сходстве условий вегетации эфемероидов дубрав и растений арктических и высокогорных областей, а также эфемероидов степей и пустынь. Это позволило ей провести интересные сопоставления эколого-физиологических особенностей эфемероидов различных местообитаний.

Основные процессы жизнедеятельности растений — фотосинтез и дыхание — изучались автором (совместно с М. Б. Митиной) как в естественных, так и в экспериментальных условиях в суточной и сезонной динамике. Выявлены характерные особенности ассимиляционной деятельности эфемероидов — довольно значительная интенсивность фотосинтеза, небольшое различие потенциальной и наблюдаемой в естественных условиях интенсивности фотосинтеза, а также то, что суточные изменения ее в основном следуют за динамикой света и температуры, максимальные же величины наблюдаются в фазах конца цветения—начала плодоношения.

Очень существенны приводимые автором данные Митиной, которые, в противоположность существующему мнению, показывают, что ассимиляция CO_2 отсутствует в период, когда растения находятся под снегом. На основании световых кривых фотосинтеза автор относит эфемероиды к растениям, отличающимся высоким светолюбием; действительно, продуктивность фотосинтеза у них достигает нормальных величин только при освещенностях, превышающих 50% от полной. При попытке автора выращивать эфемероиды в условиях 50%-й освещенности у них уже явно выступали признаки угнетения.

Анализируя свои данные по дыханию эфемероидов дубрав, Горышина обращает внимание на весьма высокую интенсивность поглощения кислорода листьями, которая «вполне соответствует большой интенсивности не только фотосинтеза, но и других физиологических процессов». Изменения интенсивности дыхания оказались в первую очередь связанными с динамикой температуры воздуха. Зависимость дыхания от температуры изменялась в течение вегетации растений. Менялась и величина дыхательной способности: высокая в начале надземной вегетации она постепенно падала по мере старения листьев.

В разделе книги, посвященном газообмену эфемероидов, заманчива попытка автора рассчитать у них продуктивность фотосинтеза и составить баланс органического вещества. Такие попытки интересны, хотя они основаны на многих предположениях, и часто для их осуществления не хватает фактических данных. Учитывая все трудности подобного расчета, полученные Горышиной результаты можно считать хорошими. Они представляют интерес не только из-за удовлетворительного совпадения расчетных величин с реальным приростом биомассы, но и потому, что охватывают весь период вегетации, тем самым позволяя выявить фазы траты и фазы накопления запасных веществ. Оказалось, что у *Scilla sibirica* фотосинтез текущего года в основном обеспечивает вегетацию будущего года, когда весной рост и развитие протекают за счет запасов, отложенных в луковицах.

В эколого-физиологическую характеристику эфемероидов лесных дубрав Горышина включила и данные по водному режиму. Поражает высокая интенсивность транспирации, которую автор объясняет сильной освещенностью и обилием влаги в почве. Такая транспирация приводит к тому, что весь запас воды в растениях иногда обновляется меньше чем за час. Корневая система, находясь в охлажденной, а иногда и мерзлой почве, работает с большой эффективностью, обеспечивая поддержание тургора листьев и даже их гуттацию. Для большей доказательности полученных результатов Горышина поставила лабораторные опыты по выращиванию растений при отрицательной температуре почвы (от —1.3 до —2.1°) и показала, что эфемероиды при этом росли и развивались нормально. Эти факты с несомненностью показывают, что «физиологическая сухость» не является непременной чертой водного режима растений на холодных почвах.

Несомненной и яркой положительной стороной исследований Горышиной является умелое сочетание наблюдений в естественных условиях обитания растений с лабораторными экспериментами, а также использование различных показателей, дающих разностороннюю характеристику процессов жизнедеятельности.

Далее Горышина характеризует отношение эфемероидов к крайним температурам. В противоположность широко распространенной гипотезе о холодоустойчивости эфемероидов эксперименты показали, что эти растения, хотя и развивают свою надземную массу в холодное весеннее время, обладают лишь весьма умеренной холодостойкостью. Жаростойкость же их неожиданно высока и, по мнению автора, еще ждет своего объяснения.

В главе о некоторых биологических адаптациях дубравных эфемероидов автор интересно рассматривает вопросы биологии и цветения, окраску цветков, ритм их открывания и опыления, семенную продуктивность; Горышина останавливается также на особенностях вегетативного размножения эфемероидов и на таких явлениях, как прорастание побегов и листьев через мерзлую почву и подстилку. Многие особенности биологии эфемероидов способствуют осуществлению надземного цикла развития в ранние и короткие сроки, приуроченные к низким температурам и высокой освещенности еще необлиственного леса.

Во второй части книги Горышина рассматривает группу ранневесенних эфемероидов лесостепных дубрав как компонент лесного ценоза. В ассоциациях липодубняка снытевого и дубняка осокового она определила некоторые количественные фитоценотические показатели, характеризующие синузии ранневесенних эфемероидов: встречаемость, число особей на 1 м^2, участие в травостое, обилие и другие. Она исследовала динамику надземной массы травяного покрова и долю весенних эфемероидов в суммарной ее величине. Кроме того, приводятся результаты трудоемкой работы по учету фитомассы подземных органов. Рассматриваются также взаимоотношения весенних эфемероидов с другими компонентами лесостепных дубрав, в частности зависимость числа особей эфемероидов от густоты травостоя осоки (*Carex pilosa*). Эта часть работы также отличается тщательностью выполнения и обилием нового материала.

В главе посвященной географическому обзору ранневесенних эфемероидов, дается картина распространения ранневесенней синузии в лесах земного шара, подчеркивается, что явление смены сезонных групп в травяном покрове листопадных лесов носит достаточно всеобщий характер независимо от их видового состава. Вместе с тем сопоставление фенологических ритмов в разных географических районах позволяет выявить значительные различия ранневесенних синузий в западноевропейских и восточноевропейских лесах и показать зависимость их развития от ритмики лесного ценоза и от физико-географических условий.

На последних страницах книги читатель, следуя за ходом мыслей автора, с удовольствием разбирается в вопросах происхождения ранневесенних дубравных эфемероидов. При этом особенно приятно, что Горышина не просто добавила к экологическим и геоботаническим данным результаты физиологического исследования, но действительно включила их результаты в целостную характеристику растений. Она использовала данные этих исследований при обсуждении важнейших вопросов — адаптации эфемероидов к условиям произрастания и их происхождения. Подчеркивая значение и дискуссионность проблемы, Горышина показывает, как экспериментальные исследования подтверждают гипотезу автохтонного происхождения группы ранневесенних дубравных эфемероидов, сформировавшейся еще в третичных широколиственных лесах.

Исследования физиологических показателей ранневесенних эфемероидов убедительно демонстрируют ту простую истину, что «крайние условия» существования растений встречаются не только в арктических или альпийских местообитаниях, они могут быть и в умеренных широтах, но в особой сезонной нише.

Изложенные материалы показывают, насколько группа ранневесенних эфемероидов, до сих пор очень мало привлекавшая внимание физиологов, интересна для изучения механизмов ряда физиологических адаптаций, (например: всасывание воды из почвы при околонулевых температурах, весьма интенсивный фотосинтез при низкой температуре и т. д.).

После прочтения этой хорошей, яркой книги читатель еще долго захвачен широким комплексом интереснейших проблем, обсужденных автором. На большинство возникающих вопросов Горышина отвечает подробно и убедительно. Однако в ряде случаев хочется еще большего. Так приведенный в книге материал вызывает желание получить более четкую оценку примененных автором показателей водного режима растений. Уже по тому, какую роль играют отдельные показатели в дальнейших рассуждениях автора, очевидно, что их значение в эколого-физиологической характеристике растений не одинаково. По-видимому, необходимость критического разбора и оценки таких показателей, как интенсивность транспирации, водный дефицит, осмотическое давление, уже назрела. Хотелось бы также, чтобы результаты исследования различных сторон физиологической деятельности растений были изложены не так изолированно друг от друга. Действительно, водный режим и фотосинтез, температурная зависимость дыхания, стойкость к нагреву и охлаждению — все это тесно связанные между собой показатели и процессы, и их сопоставление наверное дало бы автору дополнительные более глубокие сведения о жизни исследуемых ею растений. Когда разбираешь приводимые в книге экспериментальные данные, возникают и вопросы, касающиеся методики; хочется видеть не только конечные результаты измерений, но и способы их проведения. Кроме того, подчас мешает пониманию данных отсутствие указаний на точность измерений и округления цифр в соответствии с этой точностью.

Но что действительно является существенным недостатком книги (причем автор мало повинен в этом недостатке), так это удивительный тираж... 590 экземпляров! Эту ошибку издательства Ленинградского университета необходимо срочно исправить путем второго выпуска или переиздания книги. Книга Горышиной должна иметь широкое распространение не только потому, что она полна интересного материала, дает большую сводку литературы, написана простым, богатым языком, и поэтому вызывает большой интерес. Значение этой книги заключается еще и в том, что при широком охвате исследованием самых разных сторон жизни растений она представляет собой не конгломерат различных сведений, а логично построенную истинно-комплексную характеристику, в которой четко выступает роль данных из различных отраслей ботаники. Благодаря этому книга Горышиной знаменует собой новый этап экологических исследований, о необходимости которого пишут в своих работах В. Н. Сукачев и Е. М. Лавренко, — этап действительно синтетического изучения жизненных форм растений.

О. А. Семихатова и *В. Л. Вознесенский.*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 18 III 1970).

УДК 019.941 : 05 : 581.5

НОВЫЙ СОВЕТСКИЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

D. V. LEBEDEV (A REVIEW). A NEW SOVIET BIOLOGICAL PERIODICAL

В течение ряда лет у нас последовательно проводится политика увеличения числа научных журналов, причем со все более четко очерченным и специализированным профилем. Что особенно отрадно, новые журналы общесоюзного значения возникают не только в Москве и Ленинграде, но и в других городах нашей страны, ставших теперь крупными научными центрами. Из числа журналов, начавших выходить в 1970 г., наибольший интерес для ботаников представляет двухмесячник «Экология».[1] Об интересе к нему свидетельствует тот факт, что тираж первого номера составил 1200 экземпляров.

«Экология» не случайно издается в Свердловске. Там, в Институте экологии растений и животных Уральского филиала АН СССР, уже довольно давно работает крупный и сильный коллектив ботаников и зоологов. Директор этого института зоолог С. С. Шварц является главным редактором журнала, ботаник П. Л. Горчаковский — его заместителем. В редакционную коллегию, кроме группы свердловчан, входят биологи из Москвы (А. Г. Банников), Ленинграда (Г. Г. Винберг, В. М. Свешникова), Иркутска (В. Б. Сочава), Севастополя (В. Н. Грезе), Владивостока (А. В. Жирмунский) и др.

Первый номер начинается вступительной статьей, озаглавленной «От редколлегии», но подписанной только тремя ее членами (С. С. Шварцем, П. Л. Горчаковским и ответственным секретарем редколлегии Н. В. Куликовым). В статье этой предлагается очередное определение экологии как «науки, исследующей закономерности жизнедеятельности организмов (в любых ее проявлениях, на всех уровнях интеграции) в их естественной среде обитания, с учетом изменений, вносимых в среду деятельностью человека». Сами авторы определения признают, что оно обладает известным недостатком, а именно является слишком широким, но они пытаются обосновать такое расширение понятия, в результате которого в сферу экологии входит изучение не только популяций и экосистем, но и биосферы в целом.

Здесь, естественно, не место для теоретического спора на эту тему, и мы ограничимся только одним принципиальным соображением. В настоящее время наблюдается чрезвычайно интенсивное взаимодействие различных наук, проникновение методов одной дисциплины в другую, порой как-будто весьма от нее отдаленную. Так, генетические методы широко проникают в физиологию, биохимию, экологию, систематику и другие науки, физиологические подходы — в генетику, экологию, систематику, биогеографию и т. д. Экологические методы изучения жизненных явлений в свою очередь проникают в морфологию, генетику, биогеографию, систематику, биогеоценологию, биогеохимию и т. д. Но при этом все-таки систематика остается систематикой, генетика — генетикой, геоботаника — геоботаникой, биогеохимия — биогеохимией, а экология — экологией. В журнале, носящем название «Экология», не только могут, но и должны публиковаться статьи, в которых излагаются результаты любых исследований, имеющих экологические аспекты. Однако для этого вовсе не требуется теоретического обоснования в виде замены классического определения экологии («Наука об отношениях организма со средой») новым — чрезмерно широким и весьма спорным, которое, как нам кажется, не может рассчитывать на долгую жизнь.

В первом номере помещен ряд статей ботанического содержания. Это «Опыт классификации растительных сообществ Земного шара на основе их экологической ритмики» (К. В. Станюкович), «Состояние и задачи лесной радиоэкологии» (Р. М. Алексахин, Ф. А. Тихомиров, Н. В. Куликов), «Некоторые вопросы формирования популяционной структуры вида древесных растений» (С. А. Мамаев), «Использование размерности деревьев в древостоях при диагностике типов леса» (Е. П. Смолоногов), «Выживаемость и рост всходов хвойных пород в различных типах микросреды вырубок» (С. Н. Санников), «Изменение соотношения биоморф в ходе сукцессии на моховых обнажениях Подуральского плато» (Г. В. Матяшенко). Эти статьи занимают 55 страниц текста из 112. Ботанические материалы содержатся также в двух хроникальных заметках, посвященных международному симпозиуму «Изменения в природной среде, вызванные человеком» (Лондон, 29—30 IX 1969) и «Тундра» (Национальный парк «Джаспер», Канада, 18—19 X 1969). Объектом единственной рецензии, помещенной в номере, является последний, девятый том библиографического журнала по фитоценологии «Excerpta botanica. Sectio B. Sociologica».

Перечисленные работы при всей их разнородности входят в профиль нового журнала независимо от того, как мы будем определять экологию. Все они представляют научную ценность. Однако одно замечание может быть сделано в адрес редколлегии — сразу бросается в глаза недостаточно тщательная отредактированность статей и изобилие опечаток, особенно в иноязычных текстах. Можно было бы привести много примеров стилистической неряшливости («классификация геоботаников», «формулировки растительности») и опечаток («Criesenbach», «Rubel»,

---

[1] Экология, 1. «Наука». Свердловск, 1970 г.

«Hydrofhyta», «Elensine», «Braun-Blanguet», «Geographio», «Regenfrune», «Mesophorim», «Vegetation-Srkythmik»). Все эти примеры мы взяли из одной только статьи К. В. Станюковича, но их можно было бы значительно приумножить. Достаточно указать на название французской статьи «Le cycle annual do la biomasse des amphibien at des lezards» (стр. 86), на выражение «вересковые насаждения» (стр. 110) или употребление термина «первичная продукция» применительно к зоологическому компоненту экосистемы (там же). Мы не сомневаемся, впрочем, что эти досадные огрехи уже обнаружены самой редакцией журнала и что она приняла меры к тому, чтобы свести их к минимуму. Надо полагать также, что будет устранено разительное несоответствие § 10 «Правил для авторов», касающегося порядка библиографического описания цитируемых работ, составленным спискам литературы в рецензируемом номере.

Надо пожелать, кроме того, чтобы редакция возможно скорее начала публиковать резюме статей на одном из западноевропейских языков или хотя бы на первых порах давать переводы их заглавий и содержания номера.

Появление нового научного журнала означает не простое увеличение возможностей для публикации результатов исследований и расширение объема научной информации. Оно создает более благоприятные условия для выявления различных точек зрения, различных подходов к тем или иным проблемам, для развертывания научных споров, для развития критики в науке, т. е. для всего того, без чего наука неизбежно хиреет и деградирует.

Можно выразить полную уверенность в том, что молодой журнал преодолеет неизбежные трудности роста и займет свое особое и почетное место в системе советской биологической периодики. Пожелаем же редакции журнала «Экология» успехов в ее большой и трудной, но очень благодарной работе.

Д. В. Лебедев.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 27 IV 1970).

УДК 019.941 : 082.2 : 581.9 (467)

Б. М. Миркин

О НОВЫХ РАБОТАХ БЕЛОРУССКИХ ГЕОБОТАНИКОВ-ПОЙМОВЕДОВ

B. M. MIRKIN (A REVIEW). ON THE NEW WORKS OF BYELORUSSION BOTANISTS

В институте экспериментальной ботаники АН БССР работает группа специалистов, возглавляемая И. Д. Юркевичем, которая на протяжении последних 10 лет интенсивно изучает пойменные луга. Как известно, этот район не был с достаточной полнотой охарактеризован в сводке А. П. Шенникова (1938). Результаты работ минских ботаников позволяют конкретизировать наши представления о пойменных лугах лесной зоны в условиях Белорусского Полесья.

В 1962 г. в четвертом выпуске ученых записок Белорусского отделения Всесоюзного ботанического общества («Геоботаническое изучение лугов») были опубликованы первые результаты этого цикла исследований, которые рассматривались нами в рецензии на этот сборник (Миркин, 1965). Часть более поздних публикаций отражена в обзоре «Отечественная литература о пойменных лугах за 30 лет» (Миркин, 1968а); однако публикации последних лет содержат много интересного и поэтому целесообразно сделать их предметом специального обсуждения. Основные публикации белорусских ботаников, где рассматриваются пойменные луга, сосредоточены в 2 выпусках записок Белорусского отделения ВБО (серия «Ботаника», 6 и 11) и в сборнике «Геоботанические исследования», Изд. «Наука и техника», Минск, 1966.

Объектами исследований белорусских ботаников в последние годы были поймы Днепра (Юркевич и др., 1969), Немана (Буртыс, 1964, Юркевич и Буртыс, 1966), Припяти (Круганова и др., 1969), Птичи (Сапегин, 1969), Сожа (Гозин, 1966) и Валувки (Круганова и др., 1964). Кроме того, опубликованы работа о белоусниках Белоруссии (Петручик, 1969) и проект легенды к карте Белоруссии для лугового типа растительности (Круганова и др., 1966), где также содержатся сведения о пойменных лугах.

Луговеды Института экспериментальной ботаники образуют сплоченный коллектив, что способствует более глубокому и многостороннему изучению геоботанических объектов. Это помогло авторам рецензируемых статей выработать общие подходы к объекту исследования и сходные формы изложения публикуемых материалов. Поэтому цикл публикаций о пойменных лугах Белоруссии мы будем рассматривать как целое, не останавливаясь на нюансах, связанных с индивидуальными особенностями отдельных исследователей.

В статьях минских ботаников чувствуется влияние теоретического наследия А. П. Шенникова. Это определяет их теоретическую направленность, основные подходы и методы изучения луговой растительности. Основные достоинства авторов рецензируемых статей — последовательный экологизм и стремление не только биологически осмыслить получаемые результаты, но и дать им хозяйственную интерпретацию. Эти особенности могут быть иллюстрированы на примере самой большой из статей этого цикла — работы И. Д. Юркевича, Е. А. Кругановой и Н. А. Буртыс (1969) о пойменных лугах белорусского отрезка Днепра. Взяв за основу шенниковский принцип девятиклетной схемы (3 поперечных зоны и 3 высотных уровня), авторы творчески развили его. Они заменили 3 уровня 5 и установили отсутствие в данной пойме разделения заливаемой терассы на 3 зоны поперечного профиля. Для характеристики выделенных уровней они привлекают данные гидрологических наблюдений, физические и агрохимические анализы почв. Весьма ценным нам представляется и то, что авторы сосредотачивают внимание (а соответственно и трудовые затраты) на верхнем, наиболее корнеобитаемом слое почвы, характеризуя более глубокие горизонты легче устанавливаемыми показателями. Этот подход вполне правомерен. Если бы геоботаники пошли по пути почвоведов и с одинаковой подробностью характеризовали все горизонты почвенного разреза, то при ограниченных возможностях выполнения анализов нельзя было бы сделать сколько-нибудь убедительного вывода ни о верхних, ни о более глубоких горизонтах почвы. Подходы геоботаника, изучающего почву как среду жизни растений, и подход почвоведа, изучающего генезис почвы, принципиально различные.

Все работы завершаются хозяйственными рекомендациями. Для каждой ассоциации авторы приводят сведения о биологической и хозяйственной продуктивности и об агроботанической структуре. Для большинства типов лугов даны рекомендации о системе использования и наиболее перспективных методах поверхностного или коренного улучшения.

Однако работы минских ботаников не лишены недостатков, которые в значительной мере связаны с несовершенством методики. В ее основу положены явно устаревшие положения руководства,[1] опубликованного более 30 лет назад и уже во многом не соответствующего тем изменениям, которые произошли в геоботанике за этот период. Вопросы обновления методики в настоящее время являются наиболее спорными и наименее разработанными для практического приложения к геоботаническим исследованиям, поэтому данный аспект работ белорусских ботаников мы охарактеризуем подробнее. Не претендуя на абсолютную объективность в оценке использованных методов и на полную гарантию успеха при использовании предлагаемых нами рекомендаций, выскажем ряд соображений, которые, как нам кажется, могут оказаться полезными не только авторам рецензируемых работ, но и другим геоботаникам-луговедам русской школы. К сожалению, случаи статического восприятия объекта и соответственно формального отношения к получаемой исходной информации у нас все еще не редкость.

Краеугольным камнем методики у белорусских геоботаников (как следует из их статей) является описание типичных пробных площадей с использованием шкалы Друде. Но шкала Друде — не лучший способ глазомерной оценки роли вида в сообществе, поскольку оценки по этой шкале нельзя суммировать и тем самым проверять соответствие суммы участий отдельных видов общей характеристике травостоя. При простоте проективного учета и в целом ряде преимуществ, которые он имеет по сравнению с баллами Друде (Ипатов, 1962), поистине необъяснима привязанность некоторых геоботаников к уже изжившей себя системе.

Понятие типичного также весьма субъективно и нередко отражает не столько наиболее типичное для совокупности, сколько то, что исследователь хочет видеть типичным (причем не всегда геоботаник может отдать себе в этом отчет). Авторы рецензируемых работ, видимо, считают наиболее типичными случаи монодоминирования, т. е. четко выраженного преобладания одного вида, что позволяет в дальнейшем легко группировать получаемые ассоциации в формации. Одновременное доминирование 2 или 3 видов рассматривается как «переход», не описывается или выбраковывается при обработке данных. Если в условиях более или менее типичных для лесной зоны настоящих, болотистых и пустошных лугов такой подход в какой-то степени себя оправдал, то столкнувшись с более сложными структурами остепненных лугов в пойме р. Неман (Юркевич и Буртыс, 1966) авторы оказались в трудном положении. Здесь нельзя никак было выделить ни трясунковой, ни душистоколосковой, ни обыкновеннополевицевой формации, так как все эти виды произрастали вместе. Пришлось несколько отойти от привычных представлений об единицах классификации (с нашей точки зрения, это вполне оправдано) и выделить сложную полидоминантную группу остепненно-разнотравно-мелкозлаковых лугов.

Ассоциации обычно выделяются по 2-3 видам, которые наиболее обильны. Вполне очевидно, что если стать на эту точку зрения, то вся группа попадет в одну ассоциацию с господством психромезофильных злаков. Экологизм воззрений И. Д. Юркевича и Н. А. Буртыс, разумеется, удержал их от этого шага, но они не смогли выделить ассоциаций и разделили всю совокупность из 20 описаний на 3 группы-варианта — горноклеверный, таволговый и земляничный. Эти варианты авторы, ссылаясь на результаты анализов, пытаются трактовать как эдафические.

---

[1] Методика геоботанических исследований. Изд. АН СССР, Л., 1938.

Если оценивать аналитические данные более осторожно, учитывая, что при 1—3 определениях для каждого варианта они не являются репрезентативными показателями, то небольшие различия в почвах вариантов можно отнести в разряд несущественных.

Авторы приводят сводные списки видов этой группы лугов, что позволяет читателю проверить существенность различий групп-вариантов и попытаться заново обработать исходный фактический материал. Мы взяли на себя смелость использовать как первую, так и вторую возможность, которую предоставляют авторы, публикуя сводные списки[1] (жаль, что авторы опубликовали только списки остепненных лугов Немана, а все прочие подразделения, которые ими выделены и упомянуты в статьях, читатель должен принимать на веру).

Вначале для 3 групп описаний были выявлены виды, встреченные более чем в 50% описаний и для них рассчитаны квартили обилия. Далее, используя метод Браун-Бланке (Карамышева, 1967), мы заново обработали список и выделили 3 своих единицы; каждая из них включила 6 описаний, которые были также охарактеризованы наиболее постоянными видами. Таксономическое положение 2 описаний установить не удалось, поскольку нам были неизвестны «пограничные» ассоциации, которые не включены в группу остепненно-разнотравно-мелкозлаковых лугов. В таблице для удобства оценки по шкале Друде заменены цифровыми индексами (sol — 1, sp — 2, cop$_1$ — 3).

Оценить естественность 2 сравниваемых систем можно по числу постоянных видов и по доле видов, которые постоянны только в одной ассоциации, т. е. являются верными видами. Нетрудно видеть, что количество видов с постоянством выше 50% хотя бы в одной ассоциации, по данным Юркевича и Буртыс, меньше на 13, а верных видов (свойственных только одной ассоциации) у белорусских ботаников 9, в то время как в группах, выделенных по системе Браун-Бланке, их 17. Состав доминантов существенно не меняется в пределах всей совокупности, а клевер горный и таволга шестилепестная, выбранные в качестве критериев деления формации на варианты, не обнаруживают сколько-нибудь существенных различий по их роли в сложении сообществ (как «вариантов», так и вновь выделенных нами единиц).

Полидоминантные сообщества, подобные описанным Юркевичем и Буртыс, не позволяют использовать формальные методы выделения ассоциаций по соотношению обилия двух доминантов. Здесь вполне уместны принципы доминантно-детерминантной классификации (Миркин, 1968б). Четыре психромезофильных злака (*Briza media* L., *Anthoxanthum odoratum* L., *Festuca rubra* L., *Agrostis vulgaris* With.) составляют группу доминирования, которую следует назвать по одному виду, например по *Anthoxanthum odoratum.*[2] Далее нетрудно выделить 3 коррелятивно связанных группы, которые, видимо, можно назвать *Fragaria viridis*, *Nardus stricta* и *Deschampsia caespitosa.* Вторая группа имеет положительную связь и с видами из группы *Fragaria viridis*, однако она может быть выделена на основе случаев совместной встречаемости при отсутствии видов группы белоуса. Теперь нетрудно назвать ассоциации. Если в названия ассоциаций ввести и детерминант более высокого экологического таксона, например, *Trifolium montanum,* они будут иметь следующий вид:

Anthoxanthum odoratum+Trifolium montanum+Fragaria viridis,
Anthoxanthum odoratum+Trifolium montanum+Nardus stricta,
Anthoxanthum odoratum+Trifolium montanum+Deschampsia caespitosa.

В работе о пойме Немана описаны остепненные луга, значительно отличающиеся от своих аналогов в условиях оптимального развития лугов этого подтипа. Ю. И. Самойлов (1969), описавший подобные сообщества в пойме р. Мсты, весьма удачно назвал их подтипом *Festuca rubra*, подчеркнув экологией овсяницы красной их двойную остепненно-пустошную природу. Это ценная и глубокая мысль ленинградского луговеда, на которую, видимо, следует обратить внимание его белорусским коллегам. Сообщества с одновременным доминированием белоуса и клевера горного никак нельзя поместить в прокрустово ложе из 5 подтипов лугов по Шенникову.

Остепненные луга охарактеризованы сравнительно большим числом описаний. Чаще белорусские ботаники выделяют и характеризуют ассоциации по 1—3 описаниям, что, конечно, мало. Обширная пойма Днепра охарактеризована всего 76 описаниями, а ведь только формаций авторы выделили едва ли не два десятка. Продуктивность фитоценоза сплошь и рядом определяется ими как среднее из 2 укосов, что также недопустимо мало. Увеличение количества исходной информации и правильный отбор образцов — это насущное требование жизни, от которого сегодня нельзя уйти.

Как уже говорилось, выделение ассоциации у авторов рецензируемых работ связано с выявлением доминантов. Каждый тип фитоценозов назван по 2—3 обильным

---

[1] Обработку данных списка выполнила В. С. Мухаметшина, которой автор выражает благодарность за помощь.

[2] Я не берусь утверждать, что названия групп доминирования и детерминирования даны удачно, так как для этого следует оценить большую совокупность описаний и выявить виды с наиболее яркой экологией. В идеале это осуществляется при использовании корреляционного анализа, что требует не менее 300—400 описаний.

Статистическая характеристика «вариантов» остепненно-разнотравно-мелкозлаковых лугов, установленных И. Д. Юркевичем и Н. А. Буртыс, и единиц, выделенных на том же материале по методу Браун-Бланке

Виды	Единицы, выделенные по методу Браун-Бланке			Единицы Юркевича и Буртыс		
	1	2	3	1	2	3
Agrostis vulgaris With.	2—3	3—3	2—3	2—3	2—3	3—3
Anthoxanthum odoratum L.	2—3	3—3	2—3	2—3	2—3	3—3
Briza media L.	2—3	2—3	2—3	2—3	2—3	2—2
Festuca rubra L.	1—3	1—2	2—3	2—2	2—3	2—2
Filipendula hexapetala Gilib.	2—2	2—3	2—3	2—2	1—2	2—2
Trifolium pratense L.	1—2	1—2	2—2	1—2	2—2	1—2
Achillea millefolium L.	2—2	2—2	2—2	2—2	2—2	1—2
Armeria elongata (Hoffm.) C. Koch	1—2	1—2	1—2	1—2	0—1	2—2
Trifolium montanum L.	1—2	2—3	2—2	2—2	1—3	1—2
Leucanthemum vulgare Lam.	1—1	2—2	0—1	0—2	0—1	1—2
Rhinanthus major Ehrh.	1—2	1—2	1—2	1—2	1—2	0—2
Plantago lanceolata L.	0—2	0—2	0—1	0—1	0—2	2—2
Rumex thyrsiflorus Fingerh.	1—1	0—2	0—1	0—1	1—2	0—2
Ranunculus acer L.	0—1	0—1	1—2	0—1	0—1	1—1
Festuca pratensis Huds.	0—1	0—1	1—2	0—2	0—2	1—1
Phleum pratense L.	0—1	0—1	1—2	1—2	0—1	0—1
Polygala vulgaris L.	1—2	0—2	0—1	—	1—2	1—2
Galium verum L.	2—2	1—2	2—3	1—2	0—2	2—2
Plantago media L.	0—1	0—1	1—1	0—1	1—1	—
Equisetum arvense L.	0—1	0—1	0—2	0—1	—	0—1
Dianthus deltoides L.	0—1	0—2	0—1	—	—	1—2
Thymus serpyllum L.	0—2	2—2	0—1	0—1	—	1—2
Galium boreale L.	0—2	0—2	0—2	0—2	0—2	0—1
Alchemilla sp.	0—1	0—2	0—2	0—1	0—1	—
Campanula patula L.	0—1	1—1	0—1	0—1	—	1—1
Rhinanthus minor L.	0—2	—	—	1—2	2—2	0—2
Hieracium pilosella L.	0—2	—	—	—	—	0—2
Helictotrichon pubescens (Huds.) Pilg.	0—2	—	—	—	—	—
Trifolium repens L.	1—1	1—2	—	—	0—1	1—2
Fragaria viridis Duch.	2—2	0—2	—	—	0—2	1—2
Prunella vulgaris L.	0—1	1—1	—	—	0—1	0—1
Sieglingia decumbens (L.) Bernh.	0—2	0—2	—	—	—	0—2
Helianthemum nummularium (L.) Mill.	1—1	0—2	—	—	0—1	1—2
Veronica chamaedrys L.	0—1	0—1	—	—	0—2	—
Nardus stricta L.	—	1—2	—	—	—	0—1
Carex panicea L.	—	1—1	—	—	—	—
Carex pallescens L.	—	1—2	—	—	—	—
Poa angustifolia L.	—	0—2	—	—	—	0—1
Betonica officinalis L.	—	0—1	0—1	—	—	—
Pimpinella saxifraga L.	—	0—1	1—3	1—2	—	—
Centaurea jacea L.	—	0—1	0—2	1—2	0—1	0—1
Knautia arvensis (L.) Coult.	—	0—1	0—1	0—1	—	—
Senecio jacobaea L.	—	0—1	0—1	0—1	—	—
Lotus corniculatus L.	—	—	0—1	—	—	—
Poa pratensis L.	—	—	0—1	—	—	—
Alopecurus pratensis L.	—	—	0—1	—	—	—
Deschampsia caespitosa (L.) P. B.	—	—	1—1	0—1	0—1	—
Leontodon autumnalis L.	—	—	0—1	—	—	—
Equisetum pratense Ehrh.	—	—	0—2	—	—	—
Galium mollugo L.	—	—	0—1	—	—	—
Euphrasia fennica Kihlm.	—	—	0—2	—	—	—
Vicia cracca L.	—	—	0—1	0—1	—	—
Cynosurus cristatus L.	0—1	—	0—1	—	—	—
Sedum acre L.	0—1	—	—	—	—	—

видам, порядок расположения которых отражает увеличение доли их участия в ценозах. Явление сменно-доминантности известно авторам. В уже обсуждавшейся статье об остепненных лугах они пишут, что на одном участке (жаль, что на одном!) описанном два года подряд (к сожалению, только 2 года!), ими отмечено резкое изменение соотношения обилий полевицы Сырейщикова и булавоносца. Авторы включили оба описания в формацию полевицы Сырейщикова, решив, что повышение обилия булавоносца — следствие необычного паводка. Отнесение к определенному типу по состоянию фитоценоза в средний год — правильное решение, однако, какая гарантия, что все прочие описания выполнены в «средний» год и характеризуют «средние» состояния структуры. В большинстве случаев разногодичная изменчивость вовсе не учитывалась, что не является случайным, а представляет логическое следствие подхода авторов к классификации лугов, основанного на установлении доминантов. Это тем более досадно, что первый выпуск работ белорусских луговедов открылся яркой статьей Т. А. Работнова (1962а) о значении для теории и практики геоботанических исследований разногодичной изменчивости луговых ценозов. Учитывать этот фактор сложно, но необходимо и вполне возможно, если переместить центр тяжести с критерия обилия на критерий присутствия вида, т. е. использовать детерминанты Л. Г. Раменского. Как показал Самойлов (1969), это вполне осуществимо, если применить специальный «индекс группы». Нами также были сделаны попытки выделения сменно-доминантных ассоциаций (Миркин, 1968б).

Если минские ботаники увеличат число описаний, включив в них не только «типичные» участки, но и переходы между ними, учтут сезонную и разногодичную изменчивость, они неизбежно отойдут от формационного принципа деления растительности и придут к более крупным экологическим единицам. Еще раз напомним, что Раменский (1952) считал систему формаций искусственной, сближающей далекие и разъединяющей близкие объекты.

Наконец, есть еще одно положение, которое красной нитью проходит через статьи минских геоботаников и наиболее полно развито в работе Буртыс (1964). Этот автор считает любой обильный вид эдификатором, что отражает уже обсуждавшуюся в литературе догматическую тенденцию отождествления роли доминантов в разных типах растительности (Работнов, 1962б). «Лесное прошлое» русской геоботаники на первых этапах становления луговедения вело к прямому использованию подходов и методов, выработанных при изучении лесных сообществ бореальных лесов с их сильными эдификаторами, хотя уже и в этот период иных взглядов придерживался Л. Г. Раменский (1925). Эдификаторный эффект луговых доминантов не может идти в сравнение с ролью ели или пихты в лесу. Этот вопрос послужил темой дискуссии на последнем совещании по биологии и экологии доминантов в Перми (Миркин и др., 1968), где большинство геоботаников выступило против синонимизации понятий доминант и эдификатор. Тем опаснее использовать систему фитоценозов И. Х. Блюменталя (Блюменталь и Попова, 1959), где степень эдификаторности вида определяется путем эмпирического объединения показателей постоянства и обилия видов. Такие синтетические показатели критикуются, но все же, видимо, имеют право на существование и относятся к разряду так называемых фитоценотических коэффициентов (см. Грейг-Смит, 1967); однако они никак не могут приравниваться к шкалам эдификаторности видов. Если даже пойти на заведомо неверное допущение, что эдификаторная способность и обилие вида имеют прямую функциональную связь, то все равно нельзя использовать шкалы фитоценотипов в понимании Блюменталя, так как фитоценотическая роль вида конкретна в каждом сообществе и не проявляется «в среднем». Если в 3 описаниях вид имеет высокое, среднее и низкое обилие, то в одном сообществе он будет эдификатором, в другом — соэдификатором, а в третьем — ассектатором, но не соэдификатором (любого ранга!) «в среднем». Критику шкалы фитоценотипов Блюменталя мы дали при рассмотрении результатов ее использования в работе Л. И. Номоконова (Ипатов и Миркин, 1962).

При систематизации флоры пойм, конечно, можно проводить разделение на традиционные группы ксеромезофитов, психроксеромезофитов и т. д., но наряду с этим полезно использовать и шкалы Раменского. Несмотря на их недостатки, пока еще никакой более убедительной основы для систематизации видов по экологическим группам в геоботанике нет. Это уместно и потому, что количество определений свойств почв у минских ботаников все же недостаточно для выявления экологического спектра распределения видов.

Указанные недостатки снижают значимость рецензируемых работ, но они все же представляют ценность, поскольку, пусть на качественном уровне, но обогащают наши представления об особенностях пойменных лугов лесной зоны в условиях Белоруссии. Остается пожелать их авторам более смелого использования современных методов количественного исследования. Вовсе не обязательно всем сразу углубляться в «дебри» статистики, однако применение даже самых простых методов резко повышает эффективность исследований. Во всяком случае ассоциацию нужно понимать не как статичное явление, каждый признак которого может быть выражен всего одним числом или символом, а как явление, варьирующее в пространстве и времени. Ассоциация должна быть охарактеризована какими-то интервалами значений признаков, полученных при изучении многих пространственных и разногодичных состояний типа фитоценозов. Такой подход сделает работы белорусских ботаников еще более ценными для теории луговедения и геоботаники и полезными для практики луговодства.

ЛИТЕРАТУРА

Блюменталь И. Х., Т. А. Попова. (1950). Геоботанический очерк формации овсяницы джимильской *Festuca djimilensis* Boiss. et Bal. на северо-западном Кавказе. Тр. Лен. общ. естествоиспытат., LXX. — Буртыс Н. А. (1964). Эколого-фитоценотический и агроботанический анализы луговых растений поймы Немана. В сб.: Ботаника, 6. Минск. — Гозин А. А. (1966). К геоботанической характеристике пойменных лугов верховий Сожа. В сб.: Геоботанические исследования. Минск. — Грейг-Смит П. (1967). Количественная экология растений. — Ипатов В. С. (1962). Сравнение методов определения роли вида в травянистом покрове дубового леса. Бот. журн., 47, 3. — Ипатов В. С., Б. М. Миркин. (1962). (Рецензия) Л. И. Номоконов. Пойменные луга Енисея. Бот. журн., 47, 6. — Карамышева З. В. (1967). Опыт обработки описаний пробных участков степных сообществ методом Браун-Бланке. Бот. журн., 52, 8. — Круганова Е. А., Г. А. Ким, Н. А. Буртыс. (1964). Луга в пойме Валувки и пути их преобразования. В сб.: Ботаника, 4. Минск. — Круганова Е. А., М. Е. Баранова, Н. А. Буртыс. (1966). Вопросы геоботанического картографирования луговой растительности Белоруссии. В сб.: Геоботанические исследования. Минск. — Круганова Е. А., Н. А. Буртыс, Н. И. Петручик. (1969). О некоторых флористических особенностях лугов поймы реки Припяти. В сб.: Путеводитель X прибалтийской экспедиции-совещания ботаников по юго-восточной части Литовской ССР. — Миркин Б. М. (1965). (Рецензия) Геоботаническое изучение лугов. Бот. журн., 50, 1. — Миркин Б. М. (1968а). Отечественная литература о пойменных лугах за 30 лет. В сб.: Растительность пойм Башкирии. — Миркин Б. М. (1968б). Особенности классификации лугов, степей и низинных травяных болот. В сб.: Растительность пойм Башкирии. — Миркин Б. М., Т. В. Добрецова, В. А. Афанасьева, Ф. М. Ханов. (1968). Хроника работы межвуз. науч. конф. по биолог. и эколог. эдификаторов. Бот. журн., 53, 8. — Петручик Н. И. (1969). Белоусники Белоруссии. В сб.: Ботаника, 11. Минск. — Работнов Т. А. (1962а). Изменчивость луговых ценозов и ее значение для практики геоботанических исследований. В сб.: Геоботаническое изучение лугов. Минск. — Работнов Т. А. (1962б). Некоторые вопросы изучения эдификаторов в луговых ценозах. В сб.: Проблемы ботаники, 6. — Раменский Л. Г. (1925). Основные закономерности растительного покрова. — Раменский Л. Г. (1952). О некоторых принципиальных вопросах современной геоботаники. Бот. журн., 37, 2. — Самойлов Ю. И. (1969). Геоботанический очерк луговой растительности поймы р. Мсты. Автореф. диссерт. — Сапегин Л. М. (1969). Пойменные луга р. Птичи. В сб.: Ботаника, 11. Минск. — Шенников А. П. (1938). Луговая растительность СССР. В кн.: Растительность СССР, 1. — Юркевич И. Д., Н. А. Буртыс. (1966). Остепненные луга поймы р. Неман. В сб.: Геоботанические исследования. Минск. — Юркевич И. Д., Е. А. Круганова, Н. А. Буртыс. (1969). Эколого-фитоценотический анализ луговой растительности поймы р. Днепра. В сб.: Ботаника, 11. Минск.

Башкирский государственный университет,
г. Уфа.

(Получено 15 XI 1969).

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 : 581.9

ПАМЯТИ СЕРГЕЯ СЕРГЕЕВИЧА ЛЕВИЦКОГО (1893—1968)

A. M. KRASNITSKY AND M. I. PADEREVSKAYA.
TO THE MEMORY OF SERGEY SERGEYEVICH LEVITZKY. (1893—1968)

12 августа 1968 г. на 75-м году жизни скончался член Курского отделения Всесоюзного ботанического общества С. С. Левицкий.

Сергей Сергеевич родился 23 июля (по новому стилю) 1893 г. в с. Одинцово Чернского уезда Тульской губернии в семье ветеринарного врача. Окончив 1-ю Московскую гимназию в 1913 г., он поступил на естественное отделение физико-математического факультета Московского университета. Уже на третьем курсе под руководством В. В. Алехина он участвовал в геоботаническом обследовании Лотаревских степей Тамбовщины. В 1916 г. С. С. был мобилизован в армию.

Начав свою трудовую деятельность в 1920 г., С. С. одновременно продолжает обучение в университете и в 1924 г. сдает последние экзамены. Дипломную работу, посвященную лесам и степям юго-восточной части Тульской губернии, он защитил в 1927 г. До 1930 г. С. С. преподает в одной из подмосковных школ и участвует в обследовании растительности Московского уезда под руководством Алехина. По поручению Московского краеведческого общества он обследует растительность Нескучного сада. С 1930 г. работает ассистентом в Агропочвенном институте и Московском Госземтресте, а в 1934 г. переходит на работу в систему заповедников, которым отдает последние 34 года своей жизни.

В течение шести лет С. С. изучал растительный мир Наурзумского заповедника. В этом заповеднике он составил геоботаническую карту, исследовал влияние пожаров на лесную и степную растительность, а также погодичные изменения растительности.

В 1940—1946 гг. С. С. был старшим научным сотрудником Окского заповедника. Помимо чисто флористических исследований им проводилась работа, отвечавшая потребностям военного времени. Он изучал гуттоносность бересклетов, выявлял лекарственные растения и растения-задернители для взлетных площадок аэродромов.

В течение последующих двух лет С. С. — старший научный сотрудник Московского, а затем Верхне-Москворецкого заповедников. Им составлен список растений и написан очерк растительности Верхне-Москворецкого заповедника, составлена библиография ботанической литературы Московской обл.

С 1950 г. до последних дней жизни С. С. работал в Центрально-Черноземном заповеднике им. В. В. Алехина. Этот заключительный период его научной деятельности был исключительно результативным. Замечательный флорист, прекрасный знаток степей он сразу нашел свое место в заповеднике. Им был составлен последний, наиболее полный список сосудистых растений заповедника. С. С. обнаружил 14 новых для заповедника видов и установил 54 новых местообитания растений. Необходимо особо подчеркнуть, что эти находки сделаны им на территории, которая в течение многих лет служила объектом исследований ряда ботаников — В. В. Алехина, Н. Н. Кадена, Н. А. Прозоровского, Г. И. Дохман и многих других.

Много сделал С. С. для выявления и использования хозяйственно-ценных видов и форм растений. Он обнаружил высоко гуттоносные особи бересклета и изучил их семенную продуктивность. Провел детальное сравнительно-экологическое изучение кормовых трав, противоглистных растений, лесных и опушечных плодовых пород. Им выявлены неполегающие формы эспарцета песчаного и высокопродуктивные формы костра безостого, перспективные для введения в культуру. Образцы семян были переданы им Курской опытной сельскохозяйственной станции для сортоиспытания и внедрения в практику. Изучение противоглистных растений проводилось Левицким в тесном содружестве с Курским медицинским институтом.

С. С. принял активное участие в картировании и инвентаризации растительности на лесостепном профиле, на многолетней залежи Дальнее поле, на постоянных лесных пробных площадях; ему принадлежат многие страницы «Летописи природы» заповедника.

Научное наследие Левицкого составляют 10 опубликованных работ (одна находится в печати) и свыше 30 рукописей.

С. С. принимал самое активное участие в обследовании и описании современного состояния реликтовой флоры на территории Курской обл. По приглашению Курского областного общества охраны природы и Курского музея краеведения он систематически участвовал в экспедициях по обследованию классических местообитаний реликтовых растений Курской обл. (Букреевы Бармы, Баркаловка, Сурчины, Мишин и Троицкие бугры и многие другие).

Желание передать свои знания флоры, свою светлую и трогательную любовь к природе ярко проявлялось на проводившихся им экскурсиях для школьников, студентов и учителей по территории заповедника. Высокообразованный ботаник, С. С. был исключительно скромным, добрым и отзывчивым человеком. С присущей ему душевной щедростью он охотно делился своими знаниями и опытом и с начинающими специалистами, и с эрудированными ботаниками. Светлая память о Сергее Сергеевиче Левицком надолго сохранится в сердцах встречавших и знавших его людей.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ С. С. ЛЕВИЦКОГО

1927

Геоботанические исследования в юго-восточной части Тульской губ. Матер. к изучению флоры и фауны центрально-промышленной области. 1-е совещание биологов центрально-промышленной области, 31 марта—1 апреля. М.: 7—10.

1928

Несколько слов о растительности Нескучного сада. Моск. краевед, 6, М.: 10—13.

1937

Матер. к изучению флоры и растительности Наурзумского заповедника. Тр. Наурзум. гос. заповедн., 1: 5—29.

1949

Редкие растения Верхне-Москворецкого заповедника. Научно-методич. записки главн. упр. по заповедникам, XII. Изд. Главн. упр. по заповедникам, М.: 112—115.

1952

Лекарственные растения Курской обл. Обл. книгоиздат., Курск: 1—76.

1955

Перспективные хозяйственно-ценные формы дикорастущих кормовых трав. Тр. Центр.-Черноземн. гос. заповедн. им. В. В. Алехина, 3. Курск. книж. изд., Курск: 235—268.

1957

Список сосудистых растений Центрально-Черноземного заповедника. Тр. Центр.-Черноземн. гос. заповедн. им. В. В. Алехина, 4. Курск. книжн. изд., Курск: 110—173.

1959

Дополнение к списку сосудистых растений Центрально-Черноземного заповедника. Тр. Центр.-Черноземн. гос. заповедн. им. В. В. Алехина, 5. Курск. книжн. изд., Курск: 419—420.

1967

Лекарственные растения. Центр.-Черноземн. книжн. изд., Воронеж: 1—67. (Совместно с В. Д. Токаревой и И. Ф. Булгаковым).

А. М. Краснитский и *М. И. Падеревская.*

Центрально-Черноземный государственный заповедник.

(Получено 8 II 1969).

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК (47)58 : 006.22 : 002.704.3

В ПРЕЗИДИУМЕ ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

O. F. MIKRIUKOVA. AT THE PRESIDIUM OF THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U. S. S. R. AT THE DIVISIONS OF THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U. S. S. R. AT THE SECTIONS AND COMMITTEES OF THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U. S. S. R.

21 октября 1969 г. Бюро Президиума ВБО провело распределение обязанностей между вице-президентами Общества, избранными 9 октября 1969 г. О. В. Заленскому поручены вопросы, связанные с подготовкой к XII Международному ботаническому конгрессу, Б. А. Тихомирову — дела, касающиеся работы отделений ВБО, А. И. Толмачеву — общее руководство работой секций и комиссий Центральной организации ВБО, а А. А. Уранову поручены вопросы, относящиеся к преподаванию ботаники в высшей и средней школе и к пропаганде ботанических знаний.

2 декабря 1969 г. на заседании Президиума ВБО были распределены обязанности по курированию отделений членами Президиума ВБО. Список членов Президиума с указанием их обязанностей будет напечатан.

Президиум ВБО на заседаниях 10 февраля и 24 марта 1970 г., основываясь на ходатайстве ряда действительных членов ВБО, работающих в гг. Омске и Калининграде, принял решение об организации Омского и Калининградского отделений ВБО.

10 февраля 1970 г. Президиумом ВБО принято решение поддержать ходатайство Инициативной группы (во главе с акад. М. Х. Чайлахяном) об организации Всесоюзного общества физиологов растений.

В ОТДЕЛЕНИЯХ ВБО

Грузинское ботаническое общество (ГБО)

В 1969 г. деятельность Грузинского ботанического общества проводилась в секциях: 1) флоры и систематики, 2) геоботаники, 3) споровых растений, 4) морфологии и анатомии растений, 5) физиологии растений, 6) культурной флоры, генетики и селекции, 7) дендрологии и декоративных растений.

Состоялось 18 заседаний, на которых с докладами выступили члены общества: Л. М. Кемулярия-Натадзе, А. Л. Харадзе, Р. И. Гагнидзе, М. И. Давлианидзе, А. А. Колаковский, Л. С. Хантибидзе, А. Л. Долуханов, К. Е. Цхакая, Н. А. Анели, А. М. Штромберг, А. В. Коберидзе, В. И. Мирзашвили, Е. И. Мирианашвили, Г. Ш. Чхаидзе, И. М. Сакварелидзе, А. Д. Горгидзе, Т. А. Цакадзе, А. П. Гегенава, А. Д. Лордкипанидзе, Б. В. Сердюков, Б. Д. Гавриленко, М. С. Эквтимишвили, С. Ш. Читашвили, Г. Г. Вачнадзе, Н. Г. Тарасшвили.

Члены секций проводили систематические консультации для сотрудников научно-исследовательских учреждений, работников совхозов, зональных опытных станций и других организаций и учреждений.

Члены ГБО принимали участие в научных сессиях, организованных институтами (ботаники, леса, защиты растений), а также ботаническими садами республики и кафедрами ботаники, физиологии растений, генетики и дендрологии тбилисских высших учебных заведений. Было проведено 7 научных сессий, на которых заслушано больше 150 докладов, посвященных 100-летию со дня рождения В. И. Ленина.

4—9 июля 12 членов секции физиологии растений выступили с докладами в Симферополе на симпозиуме, посвященном известковому хлорозу растений.

18—21 сентября на III Республиканской научно-исследовательской конференции ботанических кафедр высших учебных заведений ГрузССР с докладами выступили 38 членов ГБО.

7—12 октября ГБО совместно с Институтом ботаники АН ГрузССР, провело большую работу по организации IV Делегатского съезда Всесоюзного ботанического общества.

На секциях съезда были заслушаны доклады грузинских ботаников. О работе съезда состоялась передача по республиканскому телевидению и радио, а также были опубликованы сообщения в местной печати («Коммунисты», «Тбилиси», «Вечерний Тбилиси», «Соплис цховреба», «Сакартвелос бунеба», «Заря Востока»). Для участников съезда были организованы экскурсии, в которых приняли участие 432 человека.

20—28 октября 16 членов секции физиологии растений приняли участие в работе II Всесоюзного биохимического съезда в Ташкенте.

12 декабря 1969 г. Грузинское ботаническое общество участвовало совместно с Всесоюзным ботаническим обществом, Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова и Ленинградским университетом в заседании, посвященном 100-летию со дня рождения члена корреспондента АН СССР, члена-учредителя ВБО (РБО) проф. Николая Адольфовича Буша. С докладами от ГБО выступили А. Л. Долуханов и Л. Н. Кавришвили.

В работе юбилейной сессии, посвященной 75-летию со дня основания Всесоюзного института растениеводства, состоявшейся 23—25 декабря в Ленинграде, приняли участие члены секции культурной флоры, генетики и селекции Р. К. Беридзе и А. Д. Горгидзе.

В работе XI Международного ботанического конгресса в г. Сиэтле (США) приняли участие члены ГБО Л. И. Джапаридзе, З. И. Гвинианидзе, Э. Н. Кецховели и Г. Г. Аиба.

21—28 сентября Л. И. Джапаридзе, Г. А. Санадзе и М. Н. Чрелашвили приняли участие в работе Международного симпозиума по продуктивности фотосинтеза в Москве.

В октябре 1969 г. Г. Н. Нахуцришвили участвовал в работе V Международного конгресса по биометеорологии в г. Монтре (Швейцария) и посетил Цюрихский геоботанический институт им. Рюбеля, где сделал доклад о работе Института ботаники АН ГрузССР.

В различных ботанических учреждениях ГрузССР по нескольку дней работали зарубежные ботаники, пользовавшиеся консультацией членов ГБО.

Декан биологического факультета Иенского университета д-р Клоц и д-р Бондар (Индия) консультировались у грузинских ботаников.

Доктор Фан (США) изучала споровые растения и знакомилась с работами членов ГБО, сотрудников Отдела споровых растений Института ботаники АН ГрузССР и Института защиты растений. Савка Добрева из Болгарии, специалист по физиологии растений, в течение месяца работала в Отделе анатомии и физиологии Института ботаники АН ГрузССР, осваивая новые методы физиологических исследований, она пользовалась консультацией членов ГБО Л. И. Джапаридзе, Т. С. Сулакадзе, Э. Н. Кецховели, Ш. Чанишвили, М. Н. Чрелашвили, Т. А. Кезели и Л. В. Антадзе.

В 1969 г. опубликован IV том Вестника Грузинского ботанического общества.

Кабардино-Балкарское отделение ВБО

Отделение основано 29 января 1969 г. инициативной группой действительных членов Общества во главе с А. Х. Кушховым. В президиум отделения входят: А. Х. Кушхов — председатель, И. С. Виноградов — зам. председателя и З. Д. Савинцева — ученый секретарь.

1 января 1970 г. действительных членов ВБО было 49 и 2 члена-коллектива. Созданы секции: садоводства, геоботаники, анатомо-морфологическая, систематики и флористики, научно-педагогическая. Каждая секция провела по 2 заседания; состоялось 3 общих собрания. С докладами и сообщениями выступили П. Г. Лучков, Л. Х. Слонов, Ф. Ш. Османова, А. Х. Кушхов, З. Д. Савинцева и др.

Под руководством А. Х. Кушхова и при его непосредственном участии создается краевой гербарий и научная библиотека.

Совместно с университетом издан сборник «Охрана природы Кабардино-Балкарии». Члены Общества пропагандируют по телевидению, по радио и в республиканской печати ботанические знания. Прочитано 20 лекций, давались консультации и оказывалась помощь различным учреждениям. Начался выпуск в г. Нальчике сатирического листка «Охрана природы».

Кировабадское отделение ВБО

В 1969 г. проведена большая работа по геоботаническому обследованию пастбищ. Всего обследовано 250 000 га пастбищ.

Была организована специальная экспедиция, которая проводила работу в трех направлениях: 1) геоботаническое обследование летних пастбищ, 2) агрохимический анализ почвы, 3) зоологическое обследование пастбищ.

Членами Общества в 1969 г. прочитано 25 докладов в колхозах и совхозах республики.

Отделение оказывает помощь преподавателям биологии средней школы в определении гербарного материала.

Члены отделения публикуют статьи по охране природы и озеленению города в республиканских и городских печатных органах.

Чечено-Ингушское отделение ВБО

Отделение организовано в 1969 г. В его составе 33 действительных члена ВБО. Председателем отделения избран А. И. Галушко, ученым секретарем В. М. Прима.

За 1969 г. было проведено 5 заседаний, на которых обсуждались организационные вопросы и были заслушаны доклады: 1) А. И. Галушко «Флора Западной части Центрального Кавказа, ее анализ и перспективы использования», 2) А. И. Галушко «Флора окрестностей с. Итум-Кале» (ЧИАССР), 3) А. Н. Брагин «К систематическому положению *Sorghum halepense* (L.) Pers.». Эти доклады будут опубликованы в сборнике отделения ВБО.

Куйбышевское отделение ВБО

В октябре 1969 г. состоялось отчетно-перевыборное собрание отделения.

В новый состав вошли: председатель отделения В. Е. Тимофеев, зам. председателя Г. Ф. Затворницкий, ученый секретарь Л. А. Евдокимов.

На научной конференции, организованной Куйбышевским педагогическим институтом, посвященной 100-летию со дня рождения В. И. Ленина, с докладами выступили члены отделения В. Е. Тимофеев, В. И. Матвеев и Л. А. Евдокимов.

Готовится к печати юбилейный сборник ученых записок Куйбышевского пединститута (вып. 68) и юбилейный сборник «Памятники природы Куйбышевской области».

Курское отделение ВБО

Отделение организовано в 1967 г., в его составе 37 действительных членов ВБО. В 1969 г. было проведено 4 заседания с докладами: 1) О. Н. Богоявленский «Идеи В. И. Ленина о повышении урожайности сельскохозяйственных культур», 2) Л. А. Золотухин «Комбинированный способ выращивания посадочного материала груши на втором поле плодопитомника в центральной лесостепи», 3) В. М. Силакова «К биологии погремка весеннего на пойменных лугах р. Сейма», 4) В. С. Бобалев «Растительность Гвинеи».

Члены отделения принимали участие в работе научно-теоретической конференции в Курском педагогическом институте и в работе межвузовских научно-методических конференций (А. Н. Акопян, Г. Е. Ромашова).

В связи со 100-летием со дня рождения В. И. Ленина состоялась конференция «Ленин и заповедное дело СССР». Сделаны доклады: А. Н. Акопян «В. И. Ленин о связи обучения с практикой и жизнью», Л. С. Макаренко «Ленин в воспоминаниях современников», Е. А. Кузнецова «Ленинские идеи об охране природы».

Пропаганда ботанических знаний ведется членами Общества через печать и радио; проведено 12 экскурсий в ботаническом питомнике и 49 в Центрально-Черноземный заповедник.

Эстонское отделение ВБО

Работа отделения проводится совместно с секцией ботаники Общества естествоиспытателей при Академии наук ЭССР и координируется с деятельностью Института зоологии и ботаники АН ЭССР и кафедры систематики растений и геоботаники Тартуского университета.

В 1969 г. отделение работало по следующим переходящим проблемам и темам: 1-я проблема: Растительное и животное царства как производительные силы природы и пути их рационального использования в народном хозяйстве и здравоохранении.

1. Долговременные фитофенологические наблюдения (руководители Я. Эйларт и Э. Леллеп).

2. Растительные сообщества, ландшафтные комплексы и ботанические объекты, требующие сохранения и охраны в природных условиях, и их перспективы (общий руководитель Х. Ребассоо).

3. Изменение растительности дна бывшего озера Эндла и окружающего болота после снижения уровня воды в 1950 году (руководители М. Каск и Л. Вильясоо). 2-я проблема: Вопросы истории естествознания в Эстонии.

4. Исследование жизни и деятельности ботаников, работающих в Тарту (руководитель К. Эйхвальд).

В 1969 г. было проведено 5 заседаний, на которых заслушано 8 докладов: 1) М. Каск «Результаты исследования флоры Эстонии и перспективы на будущее», 2) Х. Ребассоо «Влияние хозяйственной деятельности человека на природную растительность острова Хийума», 3) К. Эйхвальд «Анализ фактов и мнений о ядовитости ягод голубики», 4) Л. Лаасимер «О некоторых изменениях в номенклатуре растений флоры Эстонии», 5) Х. Ребассоо «Информация о совещании по охране природы в Фергане», 6) Л. Лаасимер «О видах рода *Ligularia* в Эстонской ССР».

Эстонское отделение участвовало в организации II Всесоюзного совещания «Применение количественных методов при изучении структуры растительности», состоявшегося в Тарту с 8 по 11 апреля 1969 г.

Члены отделения постоянно читают лекции в народных университетах, школах и т. д. и печатают статьи в научно-популярных журналах и республиканских газетах.

Латвийское отделение ВБО

В 1969 г. состоялось 9 заседаний, на которых были заслушаны следующие доклады: 1) Р. Я. Кондратович «Подготовка ботанических кадров в Германской Демократической Республике», 2) В. Лукин «О распространении разных видов грибов в Латвийской ССР» (демонстрировались цветные диапозитивы), 3) А. А. Шульц «Адвентивная флора окрестностей города Даугавпилса», 4) З. А. Малдав «Девятый международный контресс почвоведов в Австралии в 1968 г.» (впечатления и заметки участника конгресса), 5) А. А. Аболиня «Отчет о конференции, посвященной вопросу выделения объективных критериев при классификации болот» (Петрозаводск, 1969 г.), 6) А. В. Звиргзд «Заметки дендролога о Камчатке».

Белорусское отделение ВБО

В 1969 г. издан очередной XI выпуск сборника «Ботаника (Исследования)», объемом 16.7 печ. л., в котором помещено 38 научных статей и кратких сообщений 50 членов ВБО. Вышел из печати сборник «Экологические исследования растений» (подготовлен совместно с Институтом экспериментальной ботаники), объемом 7.5 печ. л., где опубликовано 12 статей 19 членов отделения.

Секция лесной растительности при Белорусском научно-исследовательском институте лесного хозяйства участвовала в проведении республиканской конференции «Молодые специалисты и ученые в развитии научно-технического прогресса в лесном хозяйстве».

Отделение активно занималось подготовкой к Ленинскому юбилею. Опубликована статья И. Д. Юркевича «В. И. Ленин о лесах и о лесном хозяйстве» (Лесоведение и лесное хозяйство, вып. 2, 1969). Сделан ряд докладов о роли В. И. Ленина в развитии биологических наук. Проведена выездная сессия Совета отделения в Беловежской пуще с докладами, посвященными 100-летию со дня рождения В. И. Ленина.

В очередном сборнике серии «Ботаника», выпускаемой отделением, публикуется статья В. И. Горбач «Ленин и биология».

Белорусское отделение имеет 7 членов-коллективов.

Северо-Казахстанское отделение ВБО

Отделение организовано в 1968 г. по просьбе действительных членов Общества, сотрудников Казахского научно-исследовательского института лесного хозяйства. 1 января 1969 г. в его составе был 21 действительный член. Советом отделения проделана большая работа по вовлечению новых членов Общества, а также членов-коллективов; в результате на 1 января 1970 г. число действительных членов ВБО достигло 200.

Членами-коллективами отделения стали следующие организации и учреждения: 1) Казахский научно-исследовательский институт лесного хозяйства (КазНИИЛХ), 2) Бармашинский опытный лесхоз, 3) Экспедиция «Союзгипролесхоз», 4) Алтайская лесная опытная станция (ЛОС), 5) Западно-казахстанская ЛОС, 6) Кустанайская ЛОС, 7) Прииртышская ЛОС, 8) Кондратовский опытно-показательный лесопитомник, 9) Всесоюзный научно-исследовательский институт зернового хозяйства (ст. Шортанды, Целиноградской области), 10) Советский опытно-показательный лесхоз Северо-Казахстанской области, 11) Куйбышевский лесхоз Кокчетавской области, 12) Наурзумский государственный заповедник (Кустанайская обл.), 13) Петропавловский педагогический институт.

Отделением созданы группы из действительных членов ВБО в следующих городах и населенных пунктах Северного Казахстана: 1) Кустанай (ЛОС), 2) Целиноград (СХИ), 3) Прииртышская ЛОС (Павлодарская область), 4) Актюбинск (ЛОС), 5) Лениногорск (ЛОС), 6) Щучинск (КазНИИЛХ и другие организации и хозяйства), 7) Петропавловск (Педагогический институт и другие организации).

В октябре и ноябре 1969 г. на заседаниях отделения были заслушаны научные и информационные сообщения: А. Д. Токарев «Об изменчивости жизненной формы сосны обыкновенной на южном пределе ее распространения», З. П. Бирюкова «Сравнительная устойчивость формирующихся искусственных и естественных популяций сосны обыкновенной в Северном Казахстане», Н. Т. Смирнова «Лесорастительное районирование Северного Казахстана».

Действительные члены Общества провели много экскурсий в сады и дендропарки, на луга и в леса Северного Казахстана, прочитали много научных докладов и научно-популярных лекций, неоднократно выступали по радио и в местной печати. Большое количество научных и научно-популярных статей опубликовано членами отделения в различных журналах Советского Союза.

На заседании Президиума ВБО 16 декабря 1969 г. было заслушано сообщение председателя Северо-Казахстанского отделения Б. Н. Видяева об организации Отделения и пройденном этапе его работы. Президиум ВБО предоставил Северо-Казахстанскому отделению ВБО право ежегодно издавать сборник трудов «Научные записки Северо-Казахстанского отделения ВБО» в объеме 15 печ. л.

На общем собрании ВБО и Ленинградской лесотехнической академии, посвященном памяти Л. А. Иванова, действительным членом отделения П. М. Жибоедовым был сделан доклад «Зимостойкость и засухоустойчивость тополей в Северном Казахстане».

В январе 1970 г. были прочитаны лекции, посвященные 100-летию со дня рождения В. И. Ленина.

Новосибирское отделение ВБО

В августе 1969 г. Центральным Сибирским ботаническим садом был проведен «День науки», посвященный 100-летию со дня рождения В. И. Ленина. В его организации приняли участие члены отделения.

Около 40 членов отделения выступали с докладами и принимали участие в работе съездов и совещаний: 1) пленума Научного совета по природным ресурсам Госкомитета Совета Министров СССР по науке и технике, 2) Всесоюзного симпозиума по изучению солодки (Ашхабад), 3) II Всесоюзного совещания по применению количественных методов при изучении структуры растительности (Тарту), 4) II Биохимического съезда (Ташкент), 5) II Всесоюзного совещания по озеленению населенных пунктов Крайнего Севера СССР (Апатиты), 6) Всесоюзного семинара по семеноведению (Москва).

10 человек отделения являются авторами статей в вышедших из печати сборниках: «Пути и методы обогащения дендрофлоры Сибири и Дальнего Востока», «Структурно-динамические особенности фитоценозов нижнего Приангарья» и ряда статей, освещающих результаты исследований по актуальным вопросам ботаники.

Прочитано 100 лекций, проведено около 80 экскурсий по Ботаническому саду, состоялось 15 выступлений по радио, опубликовано 40 статей в газетах.

Около 5 тысяч образцов семян и посадочного материала лекарственных, кормовых, технических цветочных, древесных и кустарниковых, плодово-ягодных и других растений отправлено в различные учреждения Новосибирска, в совхозы и колхозы области и многие населенные пункты нашей страны.

Состоялось отчетно-выборное собрание, на котором председателем отделения избран И. Ю. Коропачинский, зам. председателя — Ю. М. Маскаев и ученым секретарем — Е. И. Короткова.

Красноярское отделение ВБО

Члены отделения участвовали в подготовке и проведении конференции в Институте леса и древесины СО АН СССР. Тема конференции, посвященной 100-летию со дня рождения В. И. Ленина, — «Теоретические вопросы лесоведения».

Работа отделения проводилась в двух секциях. В Институте леса и древесины состоялись заседания с докладами, посвященными биогеоценологической тематике, а при Красноярском университете — по физиологии и биохимии растений.

На первой секции интересные сообщения сделали В. П. Кутафьев «Лесорастительное районирование севера Средней Сибири», Т. Н. Буторина «Сезонная ритмика горной тайги Восточного Саяна» (по итогам многолетних наблюдений в заповеднике «Столбы») и Л. Н. Савина «Новейшая история лесов Западного Саяна по данным пыльцевого анализа почв», В. Д. Нащокин доложил о работе симпозиума по палеогеографии, Н. В. Орловский сделал доклад о международном конгрессе почвоведов.

Секция физиологии и биохимии растений провела 6 заседаний. В. М. Гольд и В. Н. Белянина доложили о работе международного симпозиума по продуктивности фотосинтетических систем, Г. М. Лисовский — о международном симпозиуме в Японии по космической науке, Н. Е. Судачкова и Г. И. Гирс — о Всесоюзном совещании по взаимоотношениям растений в фитоценозах.

В. Н. Смагин и В. Д. Нащокин выступали с популярными лекциями и докладами по вопросам охраны природы края, принимали участие в передачах по радио и телевидению.

Забайкальское отделение ВБО

Отделение организовано в 1967 г., в его составе 12 действительных членов и 2 члена-коллектива — Читинский педагогический институт и Читинское областное управление лесного хозяйства.

В 1969 г. проведено 5 заседаний, на которых сделаны следующие доклады и сообщения: 1) Б. И. Дулепова «Арктогероновые степи Забайкалья», 2) В. И. Радыгин «Видовой состав сосновых лесов окрестностей Читы», 3) А. М. Русских «Сравнительная характеристика природных условий для развития садоводства Алтая и Забайкалья», 4) Н. В. Уманская «Шмидтоосоковые луга поймы р. Ингоды», 5) В. М. Остроумов «Растительность целины и залежей Бие-Чумышской лесостепи», 6) К. А. Шишкина «Фитопланктон озера Арахлей».

12—14 февраля 1970 г. проведена научная конференция по проблеме «Флора, растительность и растительные ресурсы Забайкалья».

Дальневосточное отделение ВБО

Отделение организовано в 1956 г., в его составе 55 действительных членов ВБО.

К 100-летию со дня рождения В. Л. Комарова совместно с Биолого-почвенным институтом Дальневосточного филиала АН СССР под редакцией Л. Н. Васильевой издана книга «Вопросы ботаники на Дальнем Востоке».

С целью популяризации знаний по флоре, растительности и растительным ресурсам Дальнего Востока члены отделения проводили лекции, беседы, экскурсии и практические занятия в Институте усовершенствования учителей. Сотни экскурсий проведены членами ВБО, работающими в Ботаническом саду.

В августе 1969 г. была организована выставка съедобных и ядовитых грибов и выставка грибов, поражающих культурные растения в начале вегетационного периода.

Сделан юбилейный доклад «Значение работ В. И. Ленина для развития биологических наук».

В СЕКЦИЯХ И КОМИССИЯХ ВБО

Секция флоры и растительности

В первом квартале 1970 г. состоялись 4 заседания секции.

27 февраля состоялся доклад В. И. Грубова (Ленинград) «Ботанические исследования в Монголии». Докладчик осветил историю ботанических исследований в Монголии и изложил перспективы работы совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции АН СССР, начинающей свои полевые исследования в текущем сезоне.

17 марта И. А. Линчевский (Ленинград) сделал сообщение «О современной ботанической номенклатуре» (к 100-летию с момента публикации труда Альфонса де Кандолля «Законы ботанической номенклатуры»). Казалось бы сухой материал о номенклатуре был изложен живо и интересно. Доклад вызвал большую дискуссию.

28 апреля Ю. А. Львов (Томск) сделал сообщение «Некоторые типы растительности Кубы». Он провел на Кубе 2 года, работая в качестве геоботаника-болотоведа, но собрал также ценные материалы в целом по растительности Кубы. Доклад сопровождался демонстрацией фотографий, чертежей и тщательно выполненного картографического материала.

23 апреля болгарским ботаником С. С. Серафимовым был сделан доклад «Ботанические экскурсии по Афганистану». Он изложил результаты своих исследований.

Секция болотоведения

В первом квартале 1970 г. секция болотоведения провела 3 заседания.

23 января А. С. Оленин (Ленинград) поделился своими впечатлениями о III Международном конгрессе по торфу, который состоялся в Канаде осенью 1968 г.

10 февраля М. А. Конойко (Минск) доложила о «Закономерностях распределения растительного покрова верховых болот Белоруссии и его классификации». При обсуждении особенно много внимания было уделено разделу ее доклада, посвященному деталям строения грядово-мочажинного комплекса верховых болот, их химизму и т. п.

27 марта Л. С. Балашов (Киев) на совместном заседании секции болотоведения и комиссии по математической геоботанике сделал доклад «Определение естественности некоторых групп при классификации гидрофильной растительности». Он использовал в своей работе статистические методы.

Секция подготовила и сдала в печать сборник (объемом в 10 печ. л.) «Основные критерии и методы типировки болотных биогеоценозов». Сборник подготовлен совместно с Научным советом по биогеоценологии и с Карельским филиалом АН СССР. Книга содержит материалы конференции болотоведов, состоявшейся в августе 1969 г. в Петрозаводске.

Проведена подготовка к организации экскурсии на Южный Ямал летом 1970 г.

Проводилась работа над экспозицией «Биогеоценозы болот» на ВДНХ.

Секция морфологии и анатомии растений

В первом квартале 1970 г. проведено 6 заседаний, на которых было заслушано 9 докладов.

9 января Т. Н. Наумова (Ленинград) сделала доклад «Полиэмбриония двух видов бересклета».

23 января состоялся доклад Е. А. Мирославова (Ленинград) «Некоторые новые данные по ультраструктуре кроющих трихом».

11 февраля Г. К. Алимова (Ленинград) сделала сообщение «Формирование пыльцевого зерна у фертильных и стерильных форм кукурузы».

18 февраля на совместном заседании секции морфологии Научного совета по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» и секции морфологии и анатомии Всесоюзного ботанического общества были заслушаны доклады: Н. С. Беляевой (Ашхабад) «Перспективы исследований группы эмбриологии в Институте ботаники Академии наук Туркменской ССР», Р. Е. Левиной «Работы по карпологии в Ульяновском пединституте», С. С. Хохлова (Саратов) «О методике предварительной диагностики апомиктов».

27 февраля М. А. Баранова (Ленинград) сделала доклад «Сравнительно-стоматографическое исследование рода *Manglietia*».

31 марта состоялись доклады: А. И. Толстопятенко (Ленинград) «Смещение пола у берез как проявление лабильной детерминации зачатков органов» и И. А. Корчагиной (Ленинград), которая сделала сообщение «Некоторые соображения о природе цветка березовых на основании исследования цветков обоеполой сережки ольховника камчатского».

Альгологическая секция

В первом квартале 1970 г. проведено 4 заседания.

21 января Н. Н. Алфимов (Ленинград) доложил об «Использовании принципов теории информации в санитарно-биологическом анализе».

25 февраля состоялись 2 доклада: Н. Н. Давыдовой «Диатомовые водоросли крупных озер умеренной зоны» и И. С. Трифоновой «О фитопланктоне некоторых водоемов Дагестана».

11 марта Ю. Е. Петров (Ленинград) сделал доклад «Некоторые вопросы эволюции основных форм строения водорослей и современные принципы построения филогенетических схем».

14 апреля состоялся доклад Л. П. Перестенко (Ленинград) «Индивидуальное развитие у водорослей и онтогенетический принцип в построении филогенетических схем».

Секция физиологии и биохимии растений

В первом квартале 1970 г. было 3 заседания.

14 января О. В. Заленский (Ленинград) рассказал о своих впечатлениях о Ботаническом конгрессе в Сиэтле (США, август 1969 г.).

13 февраля Т. К. Горышина и М. Б. Митина (Ленинград) сделали доклад «Фотосинтез и его сезонная регуляция в травяном покрове дубового леса».

29 апреля состоялся доклад Л. Я. Фукшанского (Ленинград) «Какая польза биологам от математики?».

Секция лесоведения и дендрологии

За период с января по апрель 1970 г. было проведено 5 заседаний.

14 января В. В. Седов (Саратов) сделал доклад «Ботаникогеографические связи арборифлоры Юго-Востока европейской части СССР».

11 февраля В. А. Подольская (Ленинград) сделала сообщение «Исследование углеводного и минерального питания ели после устранения лиственных пород в смешанных молодняках».

25 февраля Ю. Н. Нешатаев (Ленинград) прочитал доклад «О типах леса Центрально-черноземного государственного заповедника им. проф. В. В. Алехина».

25 марта А. И. Тарасов (Ленинград) сделал сообщение «Типы еловых лесов бассейна р. Кыма (северная тайга)».

15 апреля В. В. Пономарева (Ленинград) сделала доклад «Лес как элювиальноустойчивый тип растительности».

Микологическая секция

В первом квартале 1970 г. было 4 заседания. Одно заседание проведено совместно с секцией генетики и селекции микроорганизмов Ленинградского отделения Всесоюзного общества генетиков и селекционеров (ЛОВОГИС).

28 января П. А. Попов (Черниговская область) сделал доклад «Микология, палеомикология и геология».

13 февраля А. Е. Казанцева (Баку) сделала сообщение «Мониальный ожог айвы».

27 февраля состоялся доклад О. Л. Рудакова (Московская область) «Микофильные грибы и особенности их изменчивости».

24 марта И. Г. Темрешев (Ленинград) прочитал доклад «О расовом составе возбудителя желтой ржавчины в Казахстане».

Секция культурных растений

За период с февраля до мая 1970 г. проведено 4 заседания из них 3 заседания совместно с секцией генетики и селекции ЛОВОГИС.

18 февраля Ф. Х. Бахтеев (Ленинград) сделал сообщение о симпозиуме по ячменю, состоявшемся в 1969 г. в США. Демонстрировались цветные диапозитивы.

24 марта В. А. Королева-Павлова (Ленинград) сделала сообщение «О роли географических посевов культурных растений в растениеводстве».

14 апреля И. Д. Романов (Ленинград) прочитал доклад «Особенности развития пыльцы зерновых растений».

27 апреля (на совместном заседании секции культурных растений ВБО с секцией генетики и селекции ЛОВОГИС) Н. Р. Ивановым (Ленинград) сделан доклад «Современный состав зерновых бобовых культур в основных земледельческих странах мира».

Научно-педагогическая секция

С января по май 1970 г. проведено 3 заседания.

Заседание, состоявшееся 13 января, было посвящено памяти Е. Н. Синской. Доклад о ее жизни и творчестве сделала А. И. Сметанникова (Ленинград). С воспоминаниями о Синской выступили многие сотрудники Всесоюзного института растениеводства.

9 февраля на заседании, проведенном совместно с Педагогическим обществом, обсуждался учебник ботаники В. А. Корчагиной для 5—6 классов средней школы. В обсуждении приняли участие учителя, методисты и ученые.

28 апреля Ф. Х. Бахтеев (Ленинград) поделился своими впечатлениями о преподавании биологии в Чехословакии. На заседании присутствовали преподаватели педагогических вузов из разных городов.

Комиссия по исследованию растительности высокогорий

В настоящее время комиссия занимается подготовкой к очередному V Всесоюзному совещанию по изучению флоры и растительности высокогорий, проведение которого запланировано на июнь 1971 г. Принято предложение Президиума Академии наук Азербайджанской ССР о проведении совещания в г. Баку. Намечены экскурсии в высокогорья Большого Кавказа и Талыша.

Утвержден Оргкомитет в следующем составе: председатель — директор Института ботаники АН АзербССР М. Г. Абуталыбов, заместители председателя — вице-президент ВБО А. И. Толмачев и заместитель директора Института ботаники АН АзербССР В. Д. Гаджиев, члены комитета — Л. И. Прилипко, Я. М. Исаев, Д. А. Алиев, И. С. Сафаров, А. И. Маилов, Х. Кулиев, Л. И. Иванина. На совещании будут обсуждаться вопросы изучения флоры и растительности высокогорий Кавказа, Урала, Сибири и Дальнего Востока, Средней и Южной Европы, Средней Азии и других районов, имеющие теоретическое и практическое значение. Тезисы докладов совещания будут изданы Академией наук АзербССР.

21 февраля совместно с секцией флоры и растительности проведено заседание, на котором был заслушан доклад И. Т. Васильченко (Лениград и С. С. Харкевича (Киев), участников Ферганского совещания по охране растительного мира Средней Азии и Казахстана (сентябрь 1969 г.). Тема их доклада — «Состояние и задачи охраны флоры и растительности гор Средней Азии».

Комиссия по классификации растительности

В первом квартале 1970 г. проведено 2 заседания и заслушано 2 доклада.

16 января состоялся доклад Ю. Н. Нешатаева (Ленинград) «О классификации растительности Курской лесостепи».

10 февраля М. А. Конойко (Минск) сделала сообщение «Закономерности распределения растительного покрова верховых болот Белоруссии и его классификация» (на совместном заседании с секцией болотоведения).

В настоящее время комиссия организует совещание по классификации растительности, которое намечено провести в начале 1971 г. совместно с Научным советом по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира».

Стационарная комиссия

В первом квартале 1970 г. проведено 6 заседаний.

20 января Н. И. Бобровская (Ленинград) сделала доклад «О сублетальном водном дефиците пустынных растений».

13 февраля состоялся доклад Т. К. Горышиной и М. Б. Митиной (Ленинград) «Фотосинтез и его сезонная регуляция в травяном покрове дубового леса» (на совместном заседании с секцией физиологии и биохимии растений).

18 февраля Ю. Н. Нешатаев (Ленинград) сделал сообщение «Методика организации стационарных работ на пробных площадях лесной зоны».

10 марта был заслушан доклад С. А. Соловьева (Ленинград) «О применении тензиометров в экологических исследованиях и опыте их изготовления».

31 марта В. А. Алексеев (Ленинград) сделал сообщение «Изучение режима лучистой энергии в нижних ярусах леса», а Л. Н. Алексеенко (Ленинград) прочитал доклад «Экобиоморфный состав луговых травостоев в связи с условиями среды».

Комиссия по математической геоботанике

В первом квартале 1970 г. проведено 3 заседания.

30 января В. С. Ипатов (Ленинград) сделал доклад «Некоторые эффекты взаимодействия деревьев в лесных сообществах». Была изложена методика автора, с помощью которой ему удалось показать, что между приростом дерева по диаметру и расстоянием до его ближайших соседей и их размерами существует довольно тесная зависимость. Эта зависимость является отражением взаимодействия деревьев. Предлагаемая методика позволяет количественно измерить силу этих взаимодействий.

17 февраля П. З. Лившиц и Н. А. Борисова (Ленинград) сделали доклад «Индекс взаимного обилия видов». Этот индекс является новой мерой взаимозависимости видов и представляет собой видоизмененный коэффициент корреляции. Авторы показали использование этого индекса на примере вычисления связи ландыша с другими видами сосновых лесов.

27 марта Л. С. Балашов (Киев) на совместном заседании с секцией болотоведения сделал доклад «Определение естественности некоторых групп при классификации гидрофильной растительности».

Палинологическая комиссия

В первом квартале 1970 г. было проведено 2 заседания.

18 февраля К. И. Ладыженская (Ленинград) сделала доклад «Споры печеночных мхов и значение их в систематике».

13 марта И. И. Шатилова (Тбилиси) прочитала доклад «Палинологическое обоснование стратиграфии морских отложений верхнего плиоцена и плейстоцена Западной Грузии».

Комиссия подготовила к печати сборник, который содержит ряд статей по различным вопросам палинологии.

Комиссия по патологическим новообразованиям у растений

Комиссия с января по апрель 1970 г. провела 2 заседания. Состоялось 2 доклада: К. Г. Чикашвили (Тбилиси) «Патоанатомические изменения при поражении лимона *Phoma trachephila*» и Т. А. Цакадзе (Тбилиси) «Анатомические реакции при трахеомикозах».

Комиссия по биологическому разрушению материалов

В первом квартале 1970 г. было проведено 3 заседания.

27 января Р. Ю. Тарханова (Ленинград) сделала доклад «Мягкая гниль древесины, ее возбудители и условия развития».

13 марта Г. И. Рубан (Гатчина) сделала сообщение «Защита технических материалов от поражения грибами с помощью фунгицидов».

17 апреля В. И. Щедрова (Ленинград) прочитала доклад «Сравнительная биостойкость некоторых древесных пород и древесных материалов в отношении дереворазрушающих грибов».

Комиссия подготовила сборник к печати.

Секретарь Всесоюзного ботанического общества

О. Ф. Микрюкова.

(Получено 10 V 1970).

УДК (063) 58 : 006.22 : 28 (075) 371

ОБСУЖДЕНИЕ УЧЕБНИКА ПО БОТАНИКЕ ДЛЯ 5—6 КЛАССОВ СРЕДНЕЙ ШКОЛЫ В НАУЧНО-ПЕДАГОГИЧЕСКОЙ СЕКЦИИ ВБО

A. P. BELAVSKAYA. A DISCUSSION ON THE TEXT-BOOK ON BOTANY FOR THE 5TH—6TH FORMS OF THE MIDDLE SCHOOL HELD AT THE SCIENTIFIC-PEDAGOGICAL SECTION

В 1969 г. издательство «Просвещение» выпустило очередное издание учебника по ботанике для 5—6 классов В. А. Корчагиной.

На этот учебник в редакцию Ботанического журнала поступили две отрицательные рецензии (И. Н. Голубинского и В. К. Лапина). Критические замечания в адрес учебника высказывались некоторыми ботаниками и в устной форме.

В связи с этим научно-педагогическая секция ВБО совместно с Ленинградским отделением Педагогического общества (секция методики преподавания биологии) организовала обсуждение учебника. Обсуждение состоялось 2 февраля 1970 г. в Ленинградском городском институте усовершенствования учителей. В обсуждении приняли активное участие ученые-ботаники, методисты, преподаватели средней школы и Ленинградского педагогического института им. А. И. Герцена.

Основной доклад, посвященный разбору учебника, сделала **К. Н. Голубева** — один из старейших методистов-биологов Ленинграда. С ее точки зрения, учебник В. А. Корчагиной с методической стороны написан вполне удачно, так как дает на должном научном уровне систему ботанических знаний, а в основу изложения материала совершенно правильно положены экология и физиология растений. Ценно и то, что через весь учебник красной нитью проходят экспериментальные работы, логически связанные друг с другом. В учебнике уделено должное внимание фенологии растений, даны карточки для определения семейств. Учебник прекрасно иллюстрирован, материал изложен вполне доступным для учащихся 5—6 классов языком. Тесная связь излагаемого материала с практическими работами заставит ученика живо интересоваться природой. В итоге, опираясь на высказывания учителей, Голубева пришла к выводу, что учебник Корчагиной значительно лучше, ранее действовавших.

В то же время К. Н. Голубева, в целях дальнейшего улучшения учебника разобрала и его недостатки как научного, так и методического характера. Так, например, в учебнике слабо аргументирован очень важный раздел об охране природы. Здесь имеется призыв сажать деревья, не ломать кусты, но этот вопрос не ставится как важная государственная задача, в решении которой должен участвовать каждый ученик. Некоторые вопросы при изложении их в учебнике явно обеднены (например, значение растений в природе). Довольно запутан вопрос о питании растений. При описании экспериментальных работ упущена такая важная деталь, как правила постановки опыта (необходимость соблюдения чистоты опыта, наличие контроля и т. д.). Из-за отсутствия в конце учебника словарика терминов для детей остаются непонятными некоторые слова, например «хромосомы».

Выходя за рамки обсуждения учебника ботаники, Голубева отметила неудачную с точки зрения методики разобщенность биологических дисциплин в школе. Разрыв между ботаникой и зоологией не дает возможности удовлетворительно рассказать детям о насекомых-вредителях, о борьбе с ними и т. д.

Заведующая лабораторией анатомии и морфологии растений Ботанического института АН СССР (БИН) **М. Ф. Данилова** рассмотрела учебник с научной точки зрения. Она высказала свое в целом положительное отношение к учебнику, в котором содержится научно обоснованный материал в доступной для детей форме. К недостаткам учебника относятся некоторая расплывчатость изложения и отдельные погрешности, в частности, при описании семяпочки и оплодотворения. Плохо продуман автором наиболее сложный и важный раздел «Растение — целостный организм».

В отзыве **Г. А. Денисовой** (БИН) имеются многочисленные частные замечания. Так, по ее мнению, совершенно нелогично давать на первых же страницах учебника задания по гербаризации, о которой рассказывается лишь на 148 странице. В главе «Строение семени» неправильно трактуется различие между семенами однодольных и двудольных растений. Из учебника можно понять, что семена двудольных эндосперма не имеют, хотя на самом деле у многих двудольных (сем. Зонтичных и др.) в семенах крошечный зародыш и очень большой по сравнению с ним эндосперм. В разделе о соцветиях не дается четкого разграничения таких понятий, как простой и сложный зонтик и других, а в разделе о плодах — понятий «плод» и «соплодие». Автор приводит без должного объяснения данные о возрасте растений, например, о возрасте черники (до 300 лет). Не стоило бы приводить эту цифру, так как такого возраста может достигать только весь клон, занимающий порой огромную площадь, а не отдельные кустики черники и брусники, возраст которых едва ли превышает 15—20 лет. Из учебника в учебник переписываются завышенные данные о высоте эвкалипта (155 м), тогда как Ф. С. Пилипенко (Ботанический журнал, 49, 4, 1964) указывает, что высота эвкалиптов не превышает и 100 м. Следовало бы устранить из учебника и отдельные ботанические неточности (корзинка сложноцветного сидит не на цветоножке, как написано в учебнике, а на цветоносе; неверно указано видовое название розы — «коричневая» вместо «коричная» и т. д.).

Г. А. Денисова отметила хорошее художественное оформление учебника. По ее мнению, яркие и красочные иллюстрации подобраны весьма удачно.

Положительную оценку учебнику дали и методисты-биологи: В. М. Корсунская и Н. М. Верзилин.

В. М. Корсунская отметила положительные отзывы учителей об этом учебнике. Основные идеи, отраженные в нем, — многообразие и единство в мире растений, приспособленность и другие — вполне могут быть усвоены учениками 5—6 классов. Язык учебника в общем хороший, хотя его следовало бы немного очистить от излишне сентиментальных и эмоциональных выражений (вроде таких как: «Ах, какой хороший инструмент микроскоп!»).

Н. М. Верзилин подчеркнул верную направленность учебника, написанного на уровне современной биологии.

В. Р. Рогожкина (Ленинградский городской институт усовершенствования учителей) ознакомила собрание с отзывом Кабинета биологии этого института, составленным по просьбе Министерства просвещения РСФСР. Отзыв составлен на основе обсуждения учебника учителями города. По их мнению, этот учебник дает вполне достаточный объем ботанических знаний. Весьма отрадным фактом является расширение вопросов систематики и введение в курс элементов геоботаники. Теоретическая основа учебника закладывает базу для материалистического понимания природы. Практические работы методически вполне удачны, учебник написан вполне доступным языком и с интересом читается учащимися.

При общей положительной оценке учебника нельзя не отметить и его слабых сторон. Как уже указывалось и в предыдущих отзывах, недостаточно теоретически обосновано положение о необходимости беречь природу. Не всегда выдерживается система формирования таких понятий как «род», «вид», «ткани» и т. д. Не оправдывает себя исключение такого термина как «фотосинтез».

Однако, все эти недочеты легко могут быть устранены при переиздании этого учебника, одобренного как учителями, так и учащимися.

Высокую оценку дал педагог 210 школы **А. А. Гуревич.** Он предложил напечатать на машинке в достаточном количестве все замечания об учебнике с тем, чтобы учителя могли их учитывать в процессе своей работы.

Отдельные недочеты учебника отметила **Т. И. Мячина** (Ленинградский педагогический институт им. А. И. Герцена). Так, простое упоминание о хромосомах, без объяснения их роли, по ее мнению, ничего не дает. Очень неудачна вся тема «Побег»; слишком бегло рассматривается в теме «Лист» процесс фотосинтеза.

Ряд дефектов учебника выявил **Ф. Х. Бахтеев** (БИН). Он отметил, что автор ошибается, утверждая что в природе мало растений самоопылителей. Довольно слабо написан раздел о происхождении культурных растений. Отдельные рисунки, например пшеницы, очень неудачны.

Бахтеев подчеркнул недопустимость выпуска учебников без предварительного просмотра рукописи учеными и кратко изложил историю подготовки первого издания учебника В. А. Корчагиной.

Особую точку зрения занял при обсуждении учебника **Э. И. Слепян** (БИН). Он подверг учебник В. А. Корчагиной очень резкой критике и призвал ботаников к созданию нового учебника, так как в данном учебнике, по его мнению, нет никакой системы ботанических знаний.

Учитывая необходимость не только исправления, но и усовершенствования учебника, участники совещания высказали ряд пожеланий: 1) поместить в конце учебника словарик ботанических терминов и список научно-популярной литературы (Г. А. Денисова); 2) все задания дать в конце учебника, указав сроки их выполнения и привязку к тому или иному уроку (А. А. Гуревич); 3) тему «Побег» вообще исключить (Т. И. Мячина); 4) теоретически обосновать раздел по охране природы (ряд выступлений).

По предложению председателя собрания Ф. Х. Бахтеева было принято решение, выражающее одобрительное отношение Всесоюзного ботанического общества и Ленинградского отделения Педагогического общества к учебнику В. А. Корчагиной, с пожеланием его дальнейшего улучшения.

В дополнение к вышеизложенному мы приводим основное содержание рецензий, поступивших в редакцию Ботанического журнала.

В. К. Лапин (Киев) в своей статье «Порочный учебник» указывает на целый ряд существенных недостатков как научного, так и методического характера. Изложение материала, по его мнению, чересчур примитивно, местами же учебник напоминает кулинарную книгу из-за длинного перечня блюд, изготавливаемых из того или иного растения. Автор учебника не дает четкого представления о питании растений, об отличии их в этом отношении от животных. Довольно скуден раздел о цветке и соцветиях — не показано многообразие в строении цветка. Многие понятия даются без объяснения, в частности типы соцветий: зонтик, кисть и др. Нельзя признать удачной попытку автора связать учебник ботаники с агрономическими сведениями. При этом все ботанические ошибки (цветок — орган, земляника и клубника — ягодные кустарники и пр.) механически переносятся из издания в издание. Лапин приводит в своей рецензии довольно длинный перечень научных погрешностей, из которого мы выбрали несколько примеров.

Стр. 7—8. Для ознакомления учеников со строением цветка автор ограничивается рассмотрением цветка редиса, что дает повод думать о таком же строении цветка и у других растений. О разнообразии в строении цветков ничего не сказано.

Стр. 7—14 и 119—132. Описание соцветий дано очень неполно, в частности сережка, щиток, завиток совсем не упоминаются.

Стр. 5—6. В разделе «Органы растения» названы корень, стебель и лист, но ничего не сказано об их назначении в жизни растений.

Стр. 55, 162, 176 и др. Слишком много внимания уделяется агрономии. Например, автор сообщает о выращивании рассады в торфоперегнойных горшочках, о том как ее высаживают в гряды и т. д. Все эти сведения — несостоятельная попытка связать школьный курс ботаники с агрономией.

Стр. 5 и 119. Цветки названы органами растения, хотя это более сложные образования, содержащие органы: тычинки и пестики. Данная ошибка и подобные ей переносятся механически из издания в издание.

Стр. 129. Автор пишет: «Чтобы завязался плод, должно произойти опыление». Но ведь хорошо известно, что для завязывания плода необходимо не только опыление, но и оплодотворение. Этот важный момент упущен.

Стр. 132. В учебнике сообщается, что «человек выращивает растения главным образом ради получения плодов и семян». Но не меньшее количество растений выращивается ради клубней, побегов, луковиц и пр.

Очень детально рассмотрен учебник другим рецензентом — **И. Н. Голубинским** (Полтава), который прислал рецензию под заголовком «Повысить требования к учебникам». Он пишет, что недостатки школьных учебников ботаники особенно бросаются в глаза во время экзаменов для поступающих в вуз. При этом абитуриенты дают определение и термины или неверные, или отличные от употребляемых в учебниках для вузов и техникумов. Принимающий экзамен преподаватель попадает в затруднительное положение, так как абитуриент ссылается на то, что «в школьном учебнике написано иначе». Поэтому необходимо серьезнее подготавливать к изданию школьные учебники. Голубинский приводит около 30 примеров неточностей или ботанических ошибок в учебнике. В основном они сводятся к следующему: а) автор задает в конце урока вопрос о предмете, который даже не упоминался в тексте. Это касается, в частности, вопроса о видоизменениях стеблей (стр. 6). Не удивительно поэтому, что на вопрос о том, какие бывают видоизменения стеблей, абитуриент отвечает: «прямостоячие, вьющиеся и т. д.», явно путая видоизменения стеблей с их разнообразием; б) местами даются понятия без объяснения, например форма листьев: ланцетная, игольчатая, овальная и т. д. (стр. 65). Однако даже студенты без объяснения не всегда усваивают разницу между ними; в) терминология отличается от принятой в учебниках для техникумов и вузов. В последних дается термин «зона корня», а в школьном учебнике — «участок корня» (стр. 50); г) чисто ботанические ошибки: в учебнике написано, что в плодах лебеды содержится до 100 тысяч семян (стр. 131), хотя, как известно, в плодах лебеды имеется лишь по одному семени; д) неточности: неясно описаны процесс искусственного опыления (стр. 127—128), подготовка микроскопа к наблюдениям, нечетко дано разграничение понятий срез и препарат (стр. 21).

Автор называет слоевищем у бурых водорослей только листовую пластинку, а не всю водоросль (стр. 205—206). В тексте написано, что у сфагнума «на каждом стебле образуются обычно три маленькие коробочки» (стр. 221), а на рисунке их изображено шесть. Чему же верить? На странице 265 автор пишет, «южноамериканские саванны богаты разнообразными кактусами». Но, как известно, родина кактусов и центр их максимального разнообразия — не южноамериканские саванны, а мексиканские пустыни.

Многочисленные ошибки и недочеты учебника далеко не исчерпываются списком их, приведенным в рецензии.

Секретарь научно-педагогической секции ВБО *А. П. Белавская.*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 12 V 1970).

Vol. LV No.9

September 1970

BOTANICAL JOURNAL

Published by the Botanical Society of the U.S.S.R.

CONTENTS

Page

G. E. Schultz. Extrazonal phenological parallels (the belt of ephemeral plant deserts and the Taiga Zone). (1 textfigure) 1217
V. N. Pavlov. The endemism of the Western Tien-Shan flora 1232
P. L. Ljvov. On the distribution of beech forests in Daghestan 1243
H. V. Mordak. Squills indigenous to the Soviet Union. I. The morphologo-anatomical characters and their taxonomic value. (8 textfigures) 1247
M. F. Danilova and **E. M. Barmicheva.** The electron-microscopic studies of rhizodermis cells of the radish (*Raphanus sativus* L.) roots (a contribution to the solution of the problem of absorption of substances by roots). (4 plates) 1261
T. N. Naumova. Polyembryony in *Euonymus macroptera* Rupr. and in *E. planipes* (Koehne) Koehne. (4 plates) 1270
G. A. Baygozova. A contribution to the biology of *Astragalus paucijugus* C. A. Mey. (3 textfigures) 1282
L. A. Kirikova. The distribution of subterranean parts of certain species of the herbage-dwarf-shrub layer in a spruce forest (6 textfigures) 1290
N. N. Blagoveshchenskaya. The evolution of pollination in angiosperms in the light of the theory of mutually adaptive parallel evolution (2 textfigures) 1301
N. V. Alexeyeva-Popova. The elementary chemical composition of plants of the Polar Urals growing on different rocks. (1 textfigure) 1304

METHODS OF BOTANICAL RESEARCH 1316

I. D. Kiljdiushevsky. A tentative method of estimating the phytomass of the moss *Thuidium recognitum* (Hedw.) Lindb. based on its height and cover (1 textfigure) 1316
N. N. Lashchinsky. A contribution to the elaboration of the method of estimating the productivity of the underground part of the herbage cover in the park-like pine forests in the lower course of the Angara. (2 textfigures) 1320
D. V. Lebedev. About an indispensable though still lacking phytocoenological term 1324

REPORTS 1327

A. G. Lomagin, M. E. Zubova and **T. A. Antropova.** Heat hardening of *Vicia faba* L. roots. (1 textfigure). (1327). — **L. M. Zakman.** Diurnal variations in the plastid pigments content in the leaves of the local and introduced rowan to the north of the Arctic Circle. (3 textfigures). (1329). — **L. M. Razumova.** On the vegetation successions on sands in Baltic Soviet Republics. (1333). — **M. I. Kotov.** *Daphne taurica* Kotov, a new species of *Daphne*, and its genetic affinities. (1 textfigure). (1335). — **N. I. Denisov.** A contribution to the investigation of the wild *Vitis amurensis* Rupr. (4 textfigures). (1340). — **E. A. Burova.** Autogamy in swardflags (*Iris* spp.). (1344).

SURVEY OF LITERATURE 1349

L. M. Pozdova. The inhibition hypothesis of dormancy in arboreous plants. (1349).

REVIEWS 1355

R. E. Levina and **V. F. Voytenko** (a review). *L. van der Pijl.* Principles of dispersal of germs in higher plants. 1969. (1355). — **K. L. Vinogradova** (a review). *J. E. Tilden.* The algae and their life relations. Fundamentals of Phycology. 1968. (1362). — **D. N. Saburov** (a review). *F. K. Hartman, G. Jahn.* Waldgesellschaften des mittel-europäischen Gebirges nördlich der Alpen. Bd. I, II. 1967. (1363). — **O. A. Semikhatova** and **V. L. Voznesensky** (a review). *T. K. Goryshina.* Prevernal ephemeroids in the oakwoods of the Forest-Steppe Zone. 1969. (1365). — **D. V. Lebedev** (a review). A new Soviet biological periodical. (1368). — **B. M. Mirkin** (a review). On the new works of Byelorussion botanists. (1369).

Page

OBITUARY 1375

A. M. Krasnitsky and **M. I. Paderevskaya.** To the memory of Sergey Sergeyevich Levitzky. (1893—1968). (1375).

AT THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U. S. S. R. 1377

O. F. Mikriukova. At the Presidium of the Botanical Society of the U. S. S. R. At the divisions of the Botanical Society of the U. S. S. R. At the sections and committees of the Botanical Society of the U. S. S. R. (1377). — **A. P. Belavskaya.** A discussion on the text-book on Botany for the 5th—6th forms of the middle school held at the Scientific-Pedagogical Section. (1386).

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Г. Э. Шульц. Экстразональные фенологические параллели (эфемеровые пустыни и тайга). (С 1 рис.) 1217

В. Н. Павлов. Эндемизм флоры Западного Тянь-Шаня 1232

П. Л. Львов. К распространению буковых лесов в Дагестане 1243

Е. В. Мордак. Пролески Советского Союза. I. Морфолого-анатомические признаки и их таксономическое значение. (С 8 рис.) 1247

М. Ф. Данилова и **Е. М. Бармичева**. Данные электронномикроскопического изучения клеток ризодермиса корня редиса *Raphanus sativus* L. (к проблеме поглощения веществ корнем). (С 4 табл. рис.) 1261

Т. Н. Наумова. Полиэмбриония у *Euonymus macroptera* Rupr. и *E. planipes* (Koehne) Koehne. (С 4 табл. рис.) 1270

Г. А. Байгозова. К биологии астрагала малопарного *Astragalus paucijugus* С. А. Mey. (С 3 рис.) 1282

Л. А. Кирикова. Размещение подземных частей некоторых видов травяно-кустарничкового яруса елового леса. (С 6 рис.) 1290

Н. Н. Благовещенская. Эволюция пчелоопыления у покрытосеменных в свете теории сопряженной эволюции. (С 2 рис.) 1301

Н. В. Алексеева-Попова. Элементарный химический состав растений Полярного Урала, произрастающих на разных горных породах. (С 1 рис.) 1304

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 1316

И. Д. Кильдюшевский. Опыт определения массы мха *Thuidium recognitum* (Hedw.) Lindb. по его высоте и проективному покрытию. (С 1 рис.) . . . 1316

Н. Н. Лащинский. К методике определения продуктивности надземной части травяного покрова в парковых сосновых лесах Нижнего Приангарья. (2 рис.) 1320

Д. В. Лебедев. Об одном необходимом, но до сих пор отсутствующем фитоценологическом термине 1324

СООБЩЕНИЯ 1327

А. Г. Ломагин, М. Е. Зубова и **Т. А. Антропова**. Тепловая закалка корней *Vicia faba* L. (С 1 рис.). (1327). — **Л. М. Закман**. Суточные изменения содержания пигментов пластид в листьях местной и интродуцированной рябины за Полярным кругом. (С 3 рис.). (1329). — **Л. М. Разумова**. О сукцессиях растительности на песках советской Прибалтики. (1333). — **М. И. Котов**. Новый вид — волчеягодник крымский (*Daphne taurica* Kotov) и его генетические связи. (С 1 рис.). (1335). — **Н. И. Денисов**. Материалы к изучению ареала амурского дикорастущего винограда *Vitis amurensis* Rupr. (С 4 рис.). (1340). — **Э. А. Бурова**. Автогамия у ирисов. (С 1 рис.). (1344).

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ 1349

Л. М. Поздова. Ингибиторная гипотеза покоя у древесных растений. (1349).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 1355

Р. Е. Левина и **В. Ф. Войтенко**. *Л. ван дер Пэйл*. Принципы распространения зачатков высших растений. (1969). (1355). — **К. Л. Виноградова**. *Ж. Тилден*. Водоросли и их жизнь. Основы альгологии. 1968. (1362). — **Д. Н. Сабуров**. *Ф. К. Гартман* и *Г. Ян*. Лесные сообщества среднеевропейских горных областей к северу от Альп, т. I, II. 1967. (1363). — **О. А. Семихатова** и **В. Л. Вознесенский**. *Т. К. Горышина*. Ранневесенние эфемероиды лесостепных дубрав. 1969. (1365). — **Д. В. Лебедев**. Новый советский биологический журнал. (1368). — **Б. М. Миркин**. О новых работах белорусских геоботаников-поймоведов. (1369).

Стр.

ПОТЕРИ НАУКИ 1375

А. М. Краснитский и М. И. Падеревская. Памяти Сергея Сергеевича Левицкого (1893—1968). (1375).

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ 1377

О. Ф. Микрюкова. В Президиуме Всесоюзного ботанического общества. В отделениях Всесоюзного ботанического общества. В секциях и комиссиях Всесоюзного ботанического общества. (1377). — **А. П. Белавская.** Обсуждение учебника по ботанике для 5—6 классов средней школы в научно-педагогической секции ВБО. (1386).

Адрес редакции Ботанического журнала: Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1
Ленинградское отделение издательства «Наука»

Зав. редакцией *М. П. Тулина.* Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Ж. Д. Андронова, Л. Б. Жукоборская* и *Н. П. Яковлева*

Сдано в набор 12/VI 1970 г. Подписано к печати 4/IX 1970 г. Формат бумаги $70 \times 108/_{16}$.
Бум. л. $5^5/_8$. Печ. л. 11 + 2 вкл. ($^1/_4$ печ. л.) = 15.75 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 18.25. Тип. зак. 1041.
М-10289. Тираж 2547.

1-я тип. издательства «Наука». Ленинград, В-34, 9 лин., д. 12

1 р. 50 к.

Индекс
70056

19 ОКТ [illegible]